...ZELLEN vom Verf.

DIE

ENTSTEHUNG DER SEXUALZELLEN

BEI DEN

HYDROMEDUSEN.

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR KENNTNISS

DES BAUES UND DER LEBENSERSCHEINUNGEN

DIESER GRUPPE

VON

Dr. AUGUST WEISMANN

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

TEXT.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1883.

Vorwort.

Als ich im Frühjahr 1878 an mehreren Punkten der Riviera die Hydroidpolypen der Küste musterte, fand ich — und zwar zuerst bei einem Eudendrium — dass die Eizellen bei manchen Arten nicht in den Geschlechtspersonen entstehen, den Gonophoren, sondern im Parenchym des Stockes, im Stamm und in den Zweigen. Diese Entdeckung gab den Anlass zu vorliegender Arbeit, denn zahlreiche Fragen knüpften sich sofort an sie an und drängten zu weiterer Forschung. Vor Allem handelte es sich darum zu entscheiden, ob die neugefundene coenosarcale Entstehung der Keimzellen ursprünglich oder erworben war, ob sie sich überall findet, oder nur bei bestimmten Arten. Nun stellte sich sehr bald schon heraus, dass Letzteres der Fall ist, und damit war entschieden, dass eine von beiden Entstehungsarten sekundär erworben sein muss, dass also phyletische Umgestaltungen in der Abspaltung der Geschlechtszellen stattgefunden haben, und es handelte sich darum, ihnen nachzugehen, ihre Natur und Richtung, womöglich auch ihre Ursachen zu erforschen. Es war zu hoffen, dass dabei Manches zu Tag kommen müsste, was einen tieferen Einblick in die phyletischen Umwandlungsprocesse überhaupt gestatten würde und in die Mittel, die dabei in Anwendung kommen, dass vielleicht auch einiges Licht auf den dunkeln Vorgang der Trennung der Fortpflanzungszellen von den Körperzellen im Allgemeinen fallen würde.

So beschloss ich denn damals schon, die Keimzellenbildung womöglich durch die ganze Hydromedusen-Gruppe zu verfolgen und habe diesen Plan, soweit Zeit und Stoff es gestatteten, seither auch festgehalten und theils an conservirtem, theils an lebendem Material die betreffenden Fragen weiter verfolgt; im Sommer 1880 studirte ich längere Zeit in le Croisic in der Bretagne die atlantischen, im Winter 1881 auf 82 in Neapel die mittelmeerischen Arten.

Bei diesen Untersuchungen ergab sich bald die Nothwendigkeit, auch den gesammten Bau der Thiere mit zu berücksichtigen. So Manches, und so Vortreffliches auch über die betreffenden Thiergruppen schon vorlag, so reichte es doch nicht immer aus zur sichern Beurtheilung der für die Keimzellenbildung massgebenden Verhältnisse. Nicht nur der feinere Bau, die histologischen Verhältnisse, sondern auch die gröbere Zusammensetzung der Kolonie, die Anordnung der verschiedenen Individuen und die Knospungsgesetze, auf welchen diese beruht, mussten mit ins Auge gefasst werden. Dabei ergab sich denn manches Interessante, und die Versuchung lag nahe, anstatt nur die eine ins Auge gefasste allgemeine Frage zu verfolgen, die Untersuchung zugleich zu einer Darstellung des gesammten Baues und der Lebensverhältnisse der Hydroiden auszudehnen. Dieser Plan wurde indessen nicht lange festgehalten, da eine solche Ausdehnung nothwendig zum Nachtheil des eigentlichen Themas ausgeschlagen wäre; doch wird man noch hie und da Spuren desselben finden. Dahin rechne ich

den Nachweis über die morphologische Individualität der Nematophoren bei den Plumulariden, die Angaben über die Cnidophoren von Eudendrium racemosum, die Beobachtungen über die Funktion der „**Spiralzooide**“ von Podocoryne, manche histologische Angaben, besonders über Muskeln des Coenosarc-Rohrs und rhythmische Contractionen des Spadix der Gonophoren und manches Andere. Im Uebrigen aber sind doch nur solche Verhältnisse eingehend behandelt, welche in näherem oder fernerem Zusammenhang mit der Keimzellenbildung stehen, und ich habe manche Beobachtungen ganz weggelassen, weil sie mir in den engeren Rahmen der Arbeit nicht mehr zu passen schienen.

Wie ich auf eine Darstellung der gesammten Histologie verzichtet habe, so schien es mir auch geboten, von dem rein histologischen Theil der Keimzellenbildung abzusehen, oder denselben doch nur gelegentlich und bei einzelnen Arten zu berücksichtigen. Die Reifungsvorgänge des Eies, die Einzelheiten der Spermatogenese können mit Vortheil wohl nur nach der vergleichenden Methode behandelt werden und müssen besonderen, auf diesen Punkt speciell gerichteten Arbeiten vorbehalten bleiben.

Den Fachgenossen ist es bekannt, dass Beobachtungen über coenosarcale Entstehung der Geschlechtszellen schon früher von mir veröffentlicht worden sind [1]). Ich habe damals noch vermieden, irgend welche allgemeinere Folgerungen aus den Thatsachen zu ziehen, da ich wohl erkannte, dass die thatsächliche Basis für solche Schlüsse noch viel zu klein war. Die Zahl der damals untersuchten Arten war acht, die der jetzt vorzulegenden ist acht und dreissig. Jene Veröffentlichungen sind aber nicht nur ihrem Umfang nach blosse Vorläufer der jetzigen, sondern auch ihrem Inhalte nach. Einzelne jener ersten Mittheilungen waren irrig, andere unvollständig, erst die weitere Verfolgung der coenosarcalen Genese führte zu der Erkenntniss, dass es bei der Beurtheilung der Keimzellen-Entstehung wesentlich auf die topographische Präcisirung des Ortes dieser Entstehung ankomme, und dies führte wieder weiter zu der Vermuthung, dass der Ort der Entstehung nicht immer auch über die Abkunft der Keimzellen entscheide u. s. w. Ich möchte deshalb ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dass meine jetzige Darstellung von jenen früheren Publikationen mehrfach abweicht.

Man wird die Behandlung, welche den einzelnen Arten zu Theil geworden ist, sehr ungleich finden. Sie ist es absichtlich, da eine gleich ausführliche Behandlung, wie sie manchen Arten zu Theil geworden ist, unmöglich bei allen angewandt werden konnte, ohne den Umfang des Buches allzusehr zu vermehren, und es doch auf der andern Seite unerlässlich war, wenigstens einzelne Arten, die sich nach bestimmter Richtung besonders dazu eigneten in sehr eingehender Weise zu untersuchen. So schien mir Eudendrium besonders günstig, um Einiges über die Wachsthumsgesetze des Stockes zu ermitteln, über die Entwicklungsgeschichte der verschiednen Knospenarten, die Gesetzmässigkeit der Eizellen-Wanderungen u. s. w., Corydendrium dagegen zeigte sich interessant in Bezug auf die Skelettbildung im Verhältniss zur Knospungsfolge u. s. w. Zum Theil bestimmte mich auch die leichte Beschaffung des Materials zu ausführlicher Behandlung, oder der Umstand, dass die betreffende Art noch nie einer genaueren Untersuchung unterzogen worden war. Man wird auch einigen neuen Arten und Gattungen begegnen, denen eine Diagnose und kurze Beschreibung beigegeben ist.

So sind denn viele Abschnitte des speciellen Theils mehr vom Ansehen einer Monographie der betreffenden Art mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtsverhältnisse, denn als einer nur auf den letzteren Punkt gerichteten Untersuchung.

Um indessen einen Ueberblick über die wesentlichsten, in Bezug auf die Genese der Keimzellen

1) „Zool. Anzeiger“ 1880 und 1881 und „Annales des sciences nat.“ 1881.

erhaltenen Resultate zu ermöglichen, folgt dem speciellen Theil des Buches, Abschnitt III, eine tabellarische Zusammenstellung dieser Resultate als Abschnitt IV nach. Durch fremde, wie durch frühere eigene Irrthümer auf diesem schwierigen Gebiet gewarnt, war ich aufs Aeusserste bemüht, diese Ergebnisse möglichst fehlerfrei zu machen, und so einen sichern, thatsächlichen Boden für die im allgemeinen Theil, Abschnitt V folgenden Schlüsse zu gewinnen. Sollten trotzdem nicht nur Lücken — wie mir wohl bekannt ist — sondern auch noch Irrthümer darin enthalten sein, so mögen meine Nachfolger nicht vergessen, dass noch niemals Jemand ein Gebiet erschöpft hat, dessen Bearbeitung er begann, dass auch das Beste, was der Einzelne leisten kann, immer unvollkommen bleibt gegenüber dem, was der nächste Nachfolger schafft, der ja nur insoweit noch Etwas leisten kann, als er über den Vorgänger hinausgeht. Jeder von uns legt im besten Fall doch nur eine neue Stufe, auf die der Folgende tritt, um die nächsthöhere zu legen.

Zum Schluss sage ich noch Allen verbindlichen Dank, welche mich in dieser oder jener Weise bei meiner Arbeit unterstützten, den Herren *Möbius* und *Blanc* in Kiel, *Moseley* in Cambridge, *Marion* in Marseille, *van Rees* in Amsterdam, *F. E. Schulze* in Graz; ferner dem Gründer und Leiter der zoologischen Station in Neapel Herrn *A. Dohrn*, sowie den Herren *Eisig*, *Paul Mayer*, *Lang*, *Andris* und *Salvatore lo Bianco*, welche Alle wesentlich dazu beitrugen, meinen Aufenthalt in Neapel zu einem fruchtbaren zu gestalten. Nicht minder sage ich Dank der Grossherzoglich badischen Regierung, welche mich einen Winter hindurch von meinen akademischen Pflichten entband, und meinem Verleger Herrn *Gustav Fischer*, der meinen Wünschen in Bezug auf Ausstattung des Buches in liebenswürdigster Weise entgegenkam.

Freiburg i. Br. 10. Mai 1883.

Der Verfasser.

Inhalt.

Seite

Vorwort III

I. Historische Einleitung 1

II. Untersuchungsmethoden und Terminologie, nebst Bemerkungen zur Morphologie der Hydromedusen . 12

III. Specieller Theil 21

1. Clava squamata 21
   - I. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 21
   - II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 23

2. Dendroclava Dohrnii 26

3. Cordylophora lacustris 29
   - I. Architektonik und Wachsthumsgesetze des Stockes 29
   - II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 30
   - III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 33

4. Corydendrium parasiticum 34
   - I. Biologisches 34
   - II. Bau 34
     - A. Architektonik des Stockes 35
     - B. Feinerer Bau 37
   - III. Fortpflanzung 39
     - A. Entstehung und Reifung der Eizellen 41
     - B. Entstehung und Reifung der Samenzellen 45

5. Coryne pusilla 49
   - I. Allgemeines 49
   - II. Bildung der weiblichen Geschlechtszellen 50
   - III. Bildung der männlichen Geschlechtszellen 53
   - IV. Entstehung eines „entodermalen Glockenkerns“ 53

6. Die Gattung Syncoryne 55
   - Nachtrag zu Syncoryne 56

7. Cladocoryne floccosa 59
   - I. Allgemeines 59
   - II. Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte 60
   - III. Entstehung der weiblichen Geschlechtsprodukte 60

8. Podocoryne carnea 64
   - I. Allgemeines 64
     - Bedeutung der „Spiralzooide“ 65
   - II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 66
   - III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 69
     - Nachtrag 71

9. Hydractinia echinata 73
   - I. Allgemeines 73
   - II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 76
   - III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 79

Seite

10. Heterocordyle Conybeary 84
I. Vorkommen und Bau 84
II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 85
III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 85
11. Pachycordyle napolitana 87
I. Vorkommen und Bau 87
II. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 88
12. Die Gattung Eudendrium 91
I. Eudendrium racemosum 93
A. Architektonik des Stockes 93
B. Feinerer Bau 95
II. Entstehung der Geschlechtsprodukte 96
A. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 98
B. Entwicklungsgeschichte des Blastostyls 103
C. Entwicklungsgeschichte des Hydranthen 106
D. Bildung der männlichen Geschlechtszellen 107
III. Die Eibildung bei Eudendrium capillare 109
13. Bougainvillia ramosa 113
14. Die Gattung Perigonimus 115
I. Biologisches, Wachsthumsgesetze, Speciesfrage 115
Perigonimus Cidaritis, Species-Diagnose 117
Entstehung der Geschlechtszellen 117
15. Cladonema radiatum 119
16. Pennaria Cavolinii 121
I. Historisches 121
II. Ueber den Bau 122
III. Entstehung der weiblichen Geschlechtsprodukte 123
17. Tubularia mesembryanthemum 127
18. Die Gattung Corymorpha 129
19. Gonothyraea Loveni 131
I. Allgemeines, Architektonik des Stockes 131
II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 132
III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 137
IV. Zwittrige Stöcke 140
V. Sterile Gonangien und Stöcke 141
20. Campanularia flexuosa 144
I. Allgemeines 144
II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 144
III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 146
21. Opercularella lacerata 150
I. Allgemeines 150
II. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 150
III. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 153
22. Die Gattung Obelia 155
Nachtrag zu Obelia 156
23. Die Gattung Clytia 158
24. Halecium tenellum 160
25. Halecium halecinum 163
26. Sertularella polyzonias 165
27. Sertularia pumila 169
Nachschrift 171
28. Plumularia echinulata 172
I. Allgemeines 172
II. Architektonik des Stockes 172
III. Feinerer Bau 173
IV. Bau der Nematophoren 175

Seite

V. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 177
VI. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 181
Nachschrift 183
29. Plumularia halecioides 184
Entstehung der Keimzellen 185
30. Antennularia antennina 188
31. Aglaophenia pluma 191
Siphonophoren 193
32. Hippopodius neapolitanus 194
I. Allgemeines 194
II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen 195
III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen 197
33. Galeolaria aurantiaca 199
Gruppe der Physophoriden 202
34. Forskalia contorta 205
I. Entstehung der Keimzellen 205
II. Entwicklung der weiblichen Gonophoren 206
III. Entwicklung der männlichen Gonophoren 208
35. Agalma rubrum 209
I. Bildung der weiblichen Gonophoren 209
II. Bildung der männlichen Gonophoren 210
36. Die Gattungen Velella und Porpita 212
IV. Uebersicht der wesentlichsten Resultate des speciellen Theils in Bezug auf die Entstehung der Geschlechtszellen 214
V. Allgemeiner Theil: Schlüsse aus den Thatsachen 225
A. Die Hypothese der Keimstätte-Verschiebung 225
Die Regellosigkeit der Keimzellen-Bildung nur scheinbar 225
Gruppirung der Tubularinen nach dem phyletischen Gonophoren-Stadium, und Vergleich mit dem phyletischen Stadium der Keimstätte-Verschiebung 228
Erstes Stadium der Keimstätte-Verschiebung, Pennaria und Tubularia 230
Zweites, drittes und viertes Stadium 231
Verhältniss der Keimstätte zur Reifungsstätte 231
Ursachen, warum die Verschiebung meist ins Entoderm 233
Motiv der Keimstätte-Verschiebung bei Medusen 234
Ursachen des Voraneilens der Weibchen 235
Beobachtungen zur Stütze der Hypothese an Podocoryne, Hydractinia, Pachycordyle . . . 236
Prüfung der Keimzellen-Bildung bei Coryne 238
Prüfung der Campanulariden und Sertulariden 239
Ursachen der starken Verschiebung der Keimstätte bei diesen Familien 241
Beweise für die stattgehabte Verschiebung 242
Medusoider Bau der Plumulariden-Gonophoren 243
Fehlen der Gonophoren bei Sertularella 243
Prüfung der dritten und vierten Gruppe der Tubularinen 244
Heterocordyle, Bedeutung der Ursprungsstelle der Gonophoren vom Köpfchen des Hydranthen 245
Phyletische Bedeutung der Blastostyle 246
Eudendrium, Stadien der Keimstätte-Verschiebung 247
Cordylophora, Abstammung der Gonophoren 251
Corydendrium, Abstammung der Gonophoren 252
Hydra 252
Siphonophoren, Abstammung der Keimzellen, Verschiebung der Keimstätte 253
B. Der phyletische Zusammenhang zwischen der Polypen-, Medusen- und Gonophoren-Form 254
Hydra, die älteste Form der Gonaden-Bildung 254
Entstehung von Geschlechtsindividuen auf doppeltem Wege möglich 254
Beweis, dass die Gonophoren rückgebildete Medusen 255
Ableitung der Medusen von Hydranthen 257
Existiren noch Zwischenformen? 258

Seite
Phyletische Entstehung des Glockenkerns 258
Gibt es heute noch polypoide Gonophoren? 261
Ursachen der Medusenbildung 262
Ursachen ihrer Rückbildung zu Gonophoren 263
Sertularella, als Beleg für die Möglichkeit polypoider Gonophoren 265
Siphonophoren, Motive der Rückbildung ihrer Geschlechtsthiere 265
C. Die Wanderungen der Keimzellen 266
Grosse Constanz der Reifungsstätte, gegenüber der leichten Verschiebbarkeit der Keimstätte . 267
Thatsächliche Verschiebung der Reifungsstätte bei Eucopiden 267
Strenge Beibehaltung der Reifungsstätte bei Gonophoren 267
Ursachen derselben 268
Zweierlei Arten der Wanderung bei den Geschlechtszellen 270
Wanderung der Urkeimzellen 270
Wanderung der Keimzellen 270
Bestimmte Marschrouten bei Podocoryne 270
Bestimmte Marschrouten bei Hydractinia 271
Die Keimzellen-Wanderung bei Campanulariden und Sertulariden 271
Die Keimzellen-Wanderung bei Eudendrium racemosum 272
Die phyletische Entstehung dieser Wanderungen 272
Unabhängigkeit in den Schwankungen der Keimzellen- und Gonophoren-Produktion 273
Physiologische Grundlage des Einhaltens bestimmter Marschrouten von Seiten der Keimzellen 275
Vergleich mit den Zugvögeln 275
Vergleich mit andern Zellwanderungen im thierischen Körper, mit den weissen Blutkörperchen 277
Vergleich mit den Mesenchym-Zellen der Echinodermen-Larven 277
Zusammenhang zwischen Wachsthum und Zellenwanderung 278
D. Die Abkunft der Keimzellen bei den Hydromedusen 279
Die Keimzellen der Hydroiden entstehen erst in nachembryonaler Zeit 279
Die Trennung von Geschlechts- und Körperzellen vor jeder histologischen Differenzirung kein Postulat der Theorie 280
Beispiele früher Trennung 280
Verschiebung der Trennung in spätere Zeit 281
Urkeimzellen histologisch differenzirt, wenn auch niedrig 282
Die Differenzirung der Geschlechtszellen an bestimmte Zell-Generationen geknüpft 283
Aehnliche Verhältnisse bei Pflanzen 283
Abkunft der Keimzellen bei den Hydromedusen vom Ektoderm 284
Einheitlicher Ursprung der Keimzellen kein Postulat der Theorie 284
Prüfung des Wahrscheinlichkeitsgrades der Erklärung der entodermalen Keimstätten durch phyletische Verschiebung 285
Parallelismus zwischen den Stadien der Keimstätte-Verschiebung und der Gonophoren-Rückbildung 285
Störungen desselben bei manchen Arten 287
Uebereinandergreifen der beiden phyletischen Bewegungen bei correspondirenden Arten . . 288
Rückschluss auf die Wanderung der Urkeimzellen 288
Kurze Wiederholung der thatsächlichen Belege zu diesen Wanderungen 289
Corydendrium, letzten Gründe für medusoide Abstammung der Gonophoren 291
Siphonophoren, Keimstätte-Verschiebung ist auch hier anzunehmen 291
Grenzen des Verschiebungsprocesses der Keimstätte 292
Hertwig's Entocarpen und Ektocarpen 292
E. Der Generationswechsel bei den Hydromedusen 293
Die coenosarcale Entstehung der Geschlechtszellen kein Hinderniss der Auffassung als Generationswechsel 293
Vergleich mit dem Generationswechsel der Salpen 294

Verzeichniss der benutzten Litteratur.

Agassiz, Alexander. — On the Acalephan Fauna of the southern coast of Massachusetts. Boston, „Proc. Nat. Hist. Soc." IX, 1863.

— — „Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College". No. II, „North American Acalepha" Cambridge 1865.

Agassiz, Louis, „Contributions to the natural history of the United States of America". Boston „Mem. Amer. Acad." IV, 1850.

Agassiz, Mrs. and Alexander, „Sea-side Studies; Marine Animals of Massachusetts Bay". Boston U. S., 1865.

Allman, George James, A Monograph of the gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London 1871. Ray Society.

— — „Report on the Hydroida collected during the exploration of the gulf stream by L. F. De Pourtalès Assistant United States Coast Survey". Cambridge 1877.

Balbiani, „Observations sur la reproduction du Phyloxera du chêne". Ann. Scienc. Nat. 5 Sér. Vol. XIX 1874.

— — „Leçons sur la génération des Vertébres". Paris 1879.

— — Sur la signification des cellules polaires des Insectes, Compt. read. 13. Nov. 1882.

Balfour, F. M., Handbuch d. vergleichenden Embryologie, übersetzt von Dr. B. Vetter, Jena 1881.

Beneden, Edouard van, „De la distinction originelle du Testicule et de l'ovaire, Bruxelles 1874.

Beneden, P. J. van, „Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende considérés sous le rapport physiologique, embryogénique et zoologique". Nouv. Mém. de l'Acad. de Brux. Tom. 17, 1844.

— — „Sur la reproduction des Campanulaires". Bull. de l'Acad. de Belgique, 1847.

— — Recherches sur la faune littorale de Belgique. Polypes. Bruxelles 1866.

Bütschli, O., „Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta". Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII, p. 409. 1873.

— — „Beiträge zur Kenntniss der Fischsporospermien". Z. f. w. Zool. Bd. XXXV, p. 629.

Cavolini, Filipo, Memorie per servir alla storia dei Polypi marini. Napoli 1785.

Cavolini, Philipp, Abhandlungen über Pflanzenthiere des Mittelmeers, übersetzt von Wilhelm Sprengel. Nürnberg 1813.

Chun, „Die Gewebe der Siphonophoren". Zool. Anz. 1882, Nr. 77 u. Nr. 117.

Ciamician, J., „Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden". Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXX, p. 501. 1878.

— — Ueber den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia Mesembryenthemum Allman. Z. Z. XXXII p. 323.

Bergh, R. S., „Nogle Bidrag til de athecate Hydroiders Histologi". Videnskabelige Meddelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn, Kjöbenhavn, 1878.

— — „Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni". Morph. Jahrb. V, 1. 1879.

— — „Bidrag til Opfattelsen af Klövning og Kimbladdannelse hos Echiniderne". Vidensk. Meddel. Kjöbenhavn 1879—80.

Böhm, R., „Helgolander Leptomedusen". Jen. Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. XII p. 68, 1878.

Brandt, Alexander, „Verhandlungen der zoologischen Section der VI. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte" im Auftrage der Section mitgetheilt. Zool. Anzeiger 1880, p. 182.

Brooks, Wm. K., „The development of Salpa", Bulletin of compar. Zool 1876, No. 14 und „Embryologie of Salpa", Proceed. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XXIII.

— — „The origin of the eggs of Salpa". Studies from the biological Laboratory. John Hopkins University, Baltimore Vol. II p. 301. 1882.

Claus, Carl, Ueber Physophora hydrostatica nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren". Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. X (1860), p. 295.

Claus, Carl, „Neue Beobachtungen über die Struktur und Entwicklung der Siphonophoren". Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. XII (1863) p. 536.
— — „Die Gattung Monophyes und ihr Abkömmling Diplophysa". Wien 1874.
— — „Ueber Halistemma tergestinum n. sp. nebst Bemerkungen über den feineren Bau der Physophoriden". Arbeiten aus d. Wien. zool. Institut Bd. I, p. 1. 1878.
— — „Beiträge zur Kenntniss der Geryonopsiden- und Eucopiden-Entwicklung" mit 4 Taf. Arbeit des zool. Inst. Wien 1881. 4. Bd. n. 89—120.
Dujardin, Féc., „Observations sur un nouveau genre de Médusaires (Cladonema) provenant de la Métamorphose des Syncorynes". Ann. des sciences nat. 2 sér. 1843.
— — „Mémoire sur le développement des Medusaires et des Polypes Hydraires". Ann. des scienc. nat. 1845.
Du Plessis, G., „Observations sur la Cladocoryne flocconeuse". Mittheilungen d. zool. Station in Neapel Bd. II p. 176.
— — Catalogue provisoire des Hydroides Medusipares observés durant l'hiver 1879/80 à la station zoologique de Naples. Mittheilungen der zool. Station von Neapel Bd. II, p. 143.
Edinger, Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, Arch. f. mikros. Anat. Bd. XIII, p. 676. 1876.
Eisig, Hugo, „Studien über thiergeographische und verwandte Erscheinungen" 1. zum Verständniss des Commensalismus der Einsiedlerkrebse (Paguriden) und Secanemonen (Actinien). Ausland 55. Jahrg. 1882 Nr. 35 p. 681—86.
Julien Fraipont, „Origine des Organes sexuels chez les Campanularides". Zool. Anzeiger 1880, Nr. 51.
— — „Histologie, developpement et origine du testicule et de l'ovaire de la Campanularia angulata" Compt. rend. 5 Janvier 1880.
— — „Recherches sur l'Organisation histologique et le Développement de la Campanularia angulata". Archives de Zool. expérimentale et générale, Tom. VIII, 1879—80.
Frey und Leuckart, Rud., „Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere". Braunschweig 1847.
Gegenbaur, Carl, „Ueber die Sprösslinge von Velella" in: „Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen von Gegenbaur, Kölliker und H. Müller", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV, p. 370. 1855.
— — Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzbg. 1854.
— — Beiträge zur näheren Kenntniss der Schwimmpolypen, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V, p. 285. (1854).
— — „Versuch eines Systems der Medusen mit Beschreibung neuer oder wenig gekannter Formen", Z. Z. Bd. VIII (1857) p. 202.
— — „Neue Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren", Nova acta 27, 1859.
— — „Grundzüge der vergleichenden Anatomie", Leipzig 1859.
— — „Grundriss der vergleichenden Anatomie", Leipzig 1878.
Götte, Alexander, „Ein neuer Hydroid-Polyp mit einer neuen Art der Fortpflanzung". Zool. Anz. 1880 Nr. 60.
Gosse, P. H., A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast." London, 1853.
Greef, Richard, „Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen", 6. Mittheilung in den Sitzungsber. d. Marburger naturf. Gesellsch. 1879, p. 31.
Grobben, Carl, „Ueber Podocoryne carnea Sars". Wien. Sitzungsberichte Bd. 72 1. Abth. 1875.
— — „Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris". Wien 1879. Arbeit. Wien. zool. Institut. Bd. II, p. 203.
— — „Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden". Arbeiten aus dem Wiener zool. Institut Bd. IV, p. 201 1882.
Hamann, Otto, „Studien über Coelenteraten" mit 2 Taf. Jen. Zeitschr. f. Natw. Bd. 4 p. 545. 1882.
— — „Der Organismus der Hydroidpolypen". Jena, 1882.
— — „Die Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra". Z. Z. Bd. 37, p. 457. (1882).
Heller, Cam., „Die Zoophyten und Echinodermen des Adriatischen Meeres". Wien 1868.
Hensen, Victor, „Ueber eine Brachiolaria des Kieler Hafens", Archiv für Naturgeschichte, 1863, I, p. 242.
Hertwig, O. u. R., „Der Organismus der Medusen". Jena 1878.
— — „Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht". Jena 1879.
Hertwig, Richard, „Ueber den Bau der Ctenophoren", Jena 1880. Heft III der „Studien zur Blättertheorie" v. O. H. u. R. H.
Hincks, Thomas, A History of the British Zoophytes. London 1868.
Huxley, Th. H., „On the Anatomy and Affinities of the Family of the Medusae". „Phil. Trans." 1849.
— — „Ueber die Sexual-Organe der Diphyiden und Physophoriden". Müllers Archiv 1851. (Loslösen der Velellen-Brut).
— — „The Oceanic Hydrozoa, a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H. M. S. „Rattlesnake" in the years 1846—50. „Ray Society", London 1859.
Jickeli, Carl F., „Der Bau der Hydroidpolypen" I. „Ueber den histologischen Bau von Eudendrium und Hydra". Morph. Jahrbuch Bd. VIII, p. 373.

Jickeli, Carl F., II. „Ueber den histologischen Bau von Tubularia L., Cordylophora Allm., Cladonema Duj., Coryne Gärtn., Gemmaria M'Crady, Perigonimus Sars, Podocoryne Sars, Campanopsis Claus, Lafoëa Lam., Campanularia Lam., Obelia Pér., Anisocola Kirchenp., Isocola Kirchenp., Kirchenpaueria Jik." ebendas. Bd. VIII, p. 580, 1883[1]).

— — „Ueber Hydra", Zool. Anzeiger 1882 p. 491—93.

Keferstein und Ehlers, „Zoologische Beiträge gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina". Leipzig 1861.

Kerschner, Ludwig, „Zur Entwicklungsgeschichte von Hydra". Zool. Anzeiger 1880. p. 454.

Kirchenpauer, „Ueber die Hydroidenfamilie Plumularidae". Hamburger naturwissenschaftliche Abhandlungen Bd. V (1872) u. VI (1876).

Kleinenberg, Nicolaus, „Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung", Leipzig 1872.

— — „Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium". Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. XXXV (1881), p. 326.

Koch, G. von, „Vorläufige Mittheilungen über Coelenteraten". Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. VII p. 464—466 (1873).

Kölliker, Albert, „Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen". Z. f. wiss. Zool. Bd. IV p. 299.

— — „Die Schwimmpolypen von Messina", Leipzig 1853.

Korén und Danielssen, Fauna littoralis Norvegiae, Theil III 1877.

Korotneff, A., „Histologische Notizen über Myriothela". Zool. Anzeiger 1878, p. 363.

— — „Entwicklung der Myriothela". Zool. Anzeiger 1879, p. 187.

— — „Versuch einer vergleichenden Theorie der Coelenteraten" (Myriothela und Hydra) (russisch). Moskau 1880.

— — „Zur Kenntniss der Siphonophoren". Zool. Anzeiger 1882, p. 360.

— — „Zur Kenntniss der Embryologie von Hydra". Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, p. 314.

Krohn, A., Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Eleutheria, Quatrefages. Wiegm. Archiv 1861.

Lang, Dr. A., Mittheilungen zur mikroskopischen Technik. Zool. Anzeiger Nr. 19, p. 45, 1879. Nr. 1, 1878.

Lavalette. St. George, „Ueber die Genese der Samenkörperchen". Arch. mikr. Anat. Bd. XII p. 800 u. f. (1876).

Leuckart, Rudolph, „Ueber den Polymorphismus der Individuen, oder die Erscheinungen der Arbeitstheilung in der Natur". Giessen 1851.

— — „Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza". Archiv f. Naturgeschichte. 20 Jahrg. Berlin 1854.

— — „Zoologische Untersuchungen". Heft 1: Siphonophoren. Giessen 1853.

Lovén, S. L., „Beitrag zur Kenntniss der Gattungen Campanularia und Syncoryne". Müll. Arch. 1837, Bd. I, p. 321, Taf. VI.

Ludwig, Hubert, Entwicklungsgeschichte der Asteria gibbosa, Forbes. Morpholog. Studien Bd. II Heft 3 1882. Z. Z. Bd. 37, Heft 1. 1882.

Marshall, William, „Ueber einige Lebenserscheinungen der Süsswasserpolypen und über eine neue Form von Hydra viridis". Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. XXXVII, p. 664.

Mecznikow, Elias, „Embryologische Studien an Insekten", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389. 1866.

— — „Vergleichend embryologische Studien" Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. p. 433—444 (Coelenteraten).

Merejkowsky, „Structure et développement des nématophores chez les Hydroides". Archives de zool. expér. et génér. T. X, p. 583. 1882

Müller, P. E., „Jagttagelser over nogle Siphonophorer", Kjobenhavn, 1871. — Auch in „Schiodte's Naturhist. Tidskrift v. 1871".

Nussbaum, Moritz, „Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich". Arch. f. mikr. An. 18. 1. p. 99.

Pflüger, „Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen", Leipzig 1863. 4°.

Quatrefages, A. de, „Mémoire sur l'Eleuthérie dichotome, nouveau genre de Rayonnées voisin des Hydres". Ann. des scienc. nat. 2 sér. 1842.

— — „Mém. sur la Synhydre parasite" (Hydractinia echinata). Ann. scienc. nat. 2 sér. 1843. vol. XX.

Reichert, Bogislaus, „Ueber die contractile Substanz und den feineren Bau der Campanularien, Sertularien und Hydroiden", Berl. Monatshefte 1866, p. 504—509; Arch. f. Anat. u. Phys. 1866, p. 638—41; Abhandl. d. K. Ak. Wiss. Berlin 1866, p. 199—279.

Salensky, „Die Knospung der Salpen", Morph. Jahrbuch, III, 4. 1877.

— — „Ueber d. Entwickl. d. Hoden u. über d. Generationswechsel der Salpen". Z. Z. XXX Supplementband p. 275. (1878).

Sars, Martin, „Bidrag til Söedyrenes Naturhistorie", Bergen 1829, übersetzt in Oken's Isis, 1833.

1) Auf diese zweite Abhandlung konnte im Text leider keine Rücksicht mehr genommen werden, da bei ihrem Erscheinen der Druck schon nahezu beendet war.

Sars, Martin, „Beskrivelser og Jagttagelser over nogle moerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr of Polyperness, Acalephernes, Radiaternes, Annelidernes og Molluskernes Classer". Bergen, 1835.
Schulze, Franz Eilhard, „Ueber den Bau und die Entwicklung v. Cordylophora lacustris (Allman) nebst Bemerkungen über Vorkommen und Lebensweise dieses Thieres". Leipzig 1871.
— — „Ueber d. Bau v. Syncoryne Sarsii, Lovén u. der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa, Lesson". Leipzig 1873.
Schulgin, M. A., „Zur Physiologie des Eies" (Fressen der befruchteten Eier von Vermetus), Zool. Anzeiger 1882, p. 548.
Selenka, Emil, „Keimblätter u. Organanlagen der Echiniden", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII, p. 39. 1880.
Semper, Carl, „Vorläufiger Reisebericht aus den Philippinen", Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XIII. 1863.
Stöhr, Philipp, „Zur Physiologie der Tonsillen", Biol. Centralblatt, Bd. II, 1882, p. 368.
Thoma, Richard, „Die Ueberwanderung farbloser Blutkörper v. d. Blut in das Lymphgefässsystem". Heidelberg 1873.
Ulianin, B., „Zur Naturgeschichte des Doliolum", Zool. Anzeiger 1882, No. 118 u. 119.
Valaoritis, Emil, „Die Genesis des Thier-Eies". Nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von W. Preyer. Leipzig 1882.
Varenne, André de, „Sur l'origine de l'oeuf chez les Hydraires", Compt. rend. de l'Acad. scienc., Paris 1881, 2 semestre No. 7, p. 345.
— — „Sur l'origine des spermatozoides chez les Hydraires", Compt. rend. de l'Acad. scienc., Paris 1881, 2 semestre, No. 24, p. 1032.
— — „Recherches sur les Polypes Hydraires" (Reproduction et Développement), Archives Zool. expér. et génér. Vol. X. Paris 1882.
Vogt, Charles, „Siphonophores de la mer le Nice", Mém. de l'institut nat. génévois Tom. I. 1853.
— — „Recherches sur quelques animaux inférieurs de la Méditerranée" l'Institut 1853, No. 1002, p. 96. (Velella-Brut).
Waldeyer, Wilhelm, „Eierstock und Ei, ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane", Leipzig 1870.
Weismann, August, „Die Entwicklung der Dipteren im Ei", Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863.
— — „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden", Abhandlung II: „Die Eibildung bei den Daphnoiden". Leipzig 1877 oder „Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII.
— — „Parthenogenese bei Ostracoden", Zool. Anzeiger 1880, p. 82.
— — „Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden". I Zool. Anzeiger 1880 No. 55, III ebendaselbst No. 61.
— — „Beobachtungen an Hydroidpolypen", I u. II Zool. Anzeiger 1881, No. 75, III ebendaselbst No. 77.
— — „Observations sur l'Origine des cellules sexuelles des Hydroides. Ann. scienc. nat. Zool. Juillet 1881.
— — „Ueber eigenthümliche Organe bei Eud. racemosum Cav." Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel Bd. III, p. 1. 1882.
Wright, T. Strethill, „Observations on British Zoophytes", Edinb. New. Phil. Journ. Vol. VII, 1858 oder in Transact. Roy. Physical Soc. Edinb. 1857, p. 338, pl. 19 (Syncoryne gravata), fig. 5 u. Edinb. N. Ph. J. VIII. 1859.

I. Historische Einleitung.

Die Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden hat mehrere grosse Wandlungen durchgemacht, denen zu folgen nicht ohne Interesse ist. Als *Huxley* [1]) (1849) die Zusammensetzung des Medusenkörpers aus zwei Gewebsschichten, dem Ektoderm und Entoderm, erkannt hatte, trat er damit der Frage gegenüber, in welcher der beiden Schichten die Sexualproducte ihren Ursprung nehmen. In seiner ersten Arbeit beantwortete er sie noch ausweichend dahin, dass dieselben zwischen Ektoderm und Entoderm entstünden, später [2]) (1859) entschied er sich mehr für das Ektoderm; allerdings aber leiteten ihn dabei mehr allgemeine Erwägungen, als direkte Beobachtungen, die auch mit den damaligen Hülfsmitteln der Untersuchung keine Aussicht auf Erfolg gehabt hätten. Er meinte, es sei eine unabänderliche Regel, dass das Sexualorgan auf der einen Seite von der ernährenden Flüssigkeit der Leibeshöhle, auf der andern vom Wasser direkt umgeben sei, in welchem das Thier lebt; der Genital-Apparat müsse deshalb immer äusserlich und niemals in der Leibeshöhle enthalten sein.

Mit der Ausbildung einer mehr histologischen Untersuchungsmethode trat man der Frage auf dem Wege der direkten Beobachtung näher. *Keferstein* und *Ehlers* [3]) leiteten die Geschlechtsprodukte der Siphonophoren bestimmt aus der „äussern Bildungshaut“ ab und zwar aus demjenigen Theil derselben, welcher den „klöppelartig in den Schwimmsack hineinragenden Magen“ überzieht, also aus dem Ektoderm des Manubriums. So wenigstens bei den „höher entwickelten“ medusoiden Geschlechtsindividuen „der Calycophoriden und der männlichen Physophoriden“, während bei den „am niedersten“ entwickelten Geschlechtsstücken der weiblichen Physophoriden sich das einzige Ei „im Knospenkern“ bilden soll, d. h. in jener „Rückwärtswucherung der äusseren Haut“, welche ich als Glockenkern oder Entocodon bezeichne, weil sie das Innere der Glocke liefert, die Ektoderm-Auskleidung der innern Glockenwand und des Manubriums. Man kannte damals noch nicht die ganze Bedeutung dieser zuerst soliden und fast kuglichen Ektodermmasse, welche von der Spitze der jungen Medusenknospe aus gegen ihr Inneres hereinwächst und hegte irrige Vorstellungen über ihre weiteren Schicksale. So nahm man an, dass ein grosser Theil derselben sich verflüssige, durch den später gebildeten Glockenmund ausgestossen werde und auf diese Weise die Glockenhöhle herstelle. In dieser Weise stellte

---

1) „On the anat. and affinities of the family of the Medusae“, Philos. Transact. 1849.

2) „The Oceanic Hydrozoa“ 1859.

3) Zoologische Beiträge, 1861, p. 14.

z. B. *Claus* den Vorgang bei der Genese der Schwimmstücke von Stephanomia dar[1]), während er „die wesentlichen Differenzen der Geschlechtsknospen von den Schwimmglocken" darin fand, dass 1) die Centralhöhle persistirt, d. h. der Leibesraum des Manubrium mit dem Manubrium selbst und dass 2) die „im Knospenkern enthaltenen Zellen zu Geschlechtsstoffen" verwendet werden; es heisst a. a. O. „während die centrale Parthie des Knospenkerns in der Schwimmglocke zu Grunde geht und durch ihre Verflüssigung das Entstehen der Schwimmsackhöhle bedingt, bildet sie in der Geschlechtsknospe die Eier und Samenkörper heran." Heute ist diese Idee von der Verflüssigung des Glockenkerns längst verlassen, es wird sich aber zeigen, dass gerade für diejenigen Siphonophoren, auf welche sich *Claus* damals und auch später noch[2]) bezog, auch die Entstehung der Geschlechtszellen aus dem Glockenkern eine irrige Annahme war.

Erhöhte Bedeutung erhielt die ganze Frage, als die embryologischen Forschungen allmälig den Nachweis brachten, dass die beiden Leibesschichten der Coelenteraten auch bei allen höheren Metazoen die Grundlage des Körpers bilden, wenn auch complicirt durch das Hinzutreten mesodermaler Schichten, und als man von dieser thatsächlichen Grundlage aus nun auch auf eine vollständige Homologie der Keimblätter aller Metazoen schloss und sie als organologische und histologische Einheiten oder Primitivorgane auffasste. Die „dreiblättrigen" Thiere konnten nur aus zweiblättrigen hervorgegangen sein, und man musste erwarten, die Beziehungen der Geschlechtszellen zu den Keimblättern bei den Coelenteraten am deutlichsten erhalten zu finden. So stellte sich denn die Frage nun so: sind die Geschlechtszellen der Metazoen ektodermalen oder entodermalen Ursprungs? und die Frage nach ihrem Ursprung bei den Coelenteraten erschien nur als ein leichter zu ergründender Specialfall dieser allgemeinen Frage. Ein einheitlicher Ursprung musste in der That a priori vorausgesetzt werden, und gewiss stimmten Viele *Kleinenberg*[3]) innerlich bei, wenn es ihm „kaum denkbar schien, dass selbst bei so primitiven Geschöpfen, wie die Coelenteraten sind, in einem Fall das innere, in einem andern dagegen das äussere Blatt der Ausgangspunkt der Geschlechtsorgane sein sollte". Jeder Beobachter hielt sich deshalb im Grund berechtigt, seine einzelne Beobachtung auf die ganze Gruppe der Coelenteraten zu übertragen und betrachtete mit Misstrauen die entgegengesetzte Annahme eines Andern. Uebrigens schien zunächst das Ektoderm als Sieger aus diesem Streite hervorgehen zu sollen. *Franz Eilhard Schulze* wies für Cordylophora lacustris und später für Sarsia tubulosa den ektodermalen Ursprung der „Genitalprodukte" nach, und *Kleinenberg* that dasselbe bei Hydra, beides Beobachtungen, die auch heute noch volle Gültigkeit besitzen. Diesen Angaben stand aber der Ausspruch *Kölliker's*[4]) entgegen, nach welchem „bei Medusen und Hydroidpolypen Eier und Samenzellen ohne Ausnahme aus Zellen des Entoderms sich hervorbilden". Damit stimmten die von *Haeckel*[5]) (1864) an Geryoniden erhaltenen Resultate, so dass auch dieser Letztere, auf diese und andre Erfahrungen gestützt, sich ebenso entschieden wie *Kölliker* dahin aussprach: „die aus dem Entoderm hervorgegangenen Zellen vermitteln bei den Spongien ebenso wie bei den Acalephen die vegetativen Functionen der Ernährung und Fortpflanzung"[6]). So stand also Beobachtung gegen Beobachtung, Behauptung gegen Behauptung, allerdings zeigte es sich bald, dass auf beiden Seiten Irrthümer in den Beobachtungen mit

1) „Neue Beobachtungen" u. s. w., Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XII (1863), p. 536.
2) „Die Gattung Monophyes" etc., Wien 1874, p. 32.
3) „Hydra", Leipzig 1872.
4) „Icones histologicae", Leipzig 1866.
5) „Familie der Rüsselquallen", Jen. Zeitschr. Bd. I, 1864, p. 449.
6) „Ueber den Organismus der Schwämme" etc., Jen. Zeitschr. Bd. V, 1868, p. 221.

untergelaufen waren, aber es schien doch auch Wahrheit auf beiden Seiten zu sein. Auf deduktivem Weg liess sich der Streit nicht lösen; allerdings meinte *Kleinenberg* [1]) gegen *Haeckel*, dass ein genetischer Zusammenhang der Geschlechtsorgane mit dem innern Blatt kaum zuzugeben sei, da „dieses Blatt mit allen seinen Abkömmlingen notorisch nur der Verdauung dient und eine nähere Beziehung der Geschlechtsthätigkeit zu der Verdauung sich doch wohl kaum annehmen lässt" (p. 35). Dagegen hätte aber mit Recht eingewandt werden können, dass eine nähere Beziehung der Geschlechtszellen zur Empfindung, Bewegung, Vertheidigung — den Funktionen des Ektoderms — ebensowenig ersichtlich sei, dass es sich dagegen wohl verstehen liesse, welchen Nutzen die Geschlechtszellen aus dem unmittelbaren Contact mit den Verdauungszellen oder aus der versteckten Lage in der Tiefe ziehen könnten.

So lagen die Dinge, als *Eduard van Beneden's* Abhandlung [2]) erschien, in welcher er den Satz aufstellte, dass die Keimblätter selbst geschlechtlich differenzirt seien, dass überall — mindestens bei den Coelenteraten, vielleicht aber bei allen Metazoen — die weiblichen Geschlechtszellen im Entoderm, die männlichen im Ektoderm entstünden. Damit konnte auf den ersten Blick das Räthsel gelöst, die Widersprüche in den Beobachtungen gerechtfertigt und erklärt erscheinen, die Beobachter hatten häufig nur das eine Geschlecht berücksichtigt, in der selbstverständlich scheinenden Voraussetzung, dass die Produkte des andern aus demselben Keimblatt hervorgehen müssten, ihre divergenten Resultate konnten also denkbarerweise darin ihren Grund haben, oder schliesslich auch in Irrthümern, die auf diesem Gebiet schwer genug zu vermeiden sind. Nun zeigte *van Beneden*, dass bei Hydractinia echinata die Eizellen im Entoderm, die Samenzellen im Ektoderm sich bilden und stellte denselben Bildungsmodus noch für eine Campanularia und für Clava auf. An den Thatsachen schien nicht zu zweifeln, und die ganze Idee einer Geschlechtlichkeit der Keimblätter hatte etwas Bestechendes, schien sie doch plötzlich einen überraschenden Einblick in das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung selbst zu eröffnen. Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle bei der Befruchtung bedeutete nun die Wiedervereinigung der beiden Hälften, aus welchen der ausgebildete Organismus zusammengesetzt ist, des weiblichen und des männlichen Keimblattes. Daraus folgte aber weiter, dass bei allen Metazoen ein neues Individuum immer nur dann entstehen konnte, wenn Bestandtheile beider Keimblätter sich zu einem Keim vereinigten, also durch Knospung und Theilung und durch geschlechtliche Fortpflanzung. Darin gerade liegt aber die Achillesferse der ganzen Idee, denn die Thatsache der Parthenogenese liegt vor, aus der Eizelle allein kann unter Umständen der vollständige Metazoen-Organismus hervorgehen, auch kann dies nicht blos ein Mal zwischen langen Reihen geschlechtlicher Fortpflanzung vorkommen, wo allenfalls noch an eine unbekannte und geheimnissvolle Nachwirkung der Befruchtungen der vorausgehenden Generationen gedacht werden könnte, sondern zahlreiche Generationen, ja in manchen Fällen (Apus, Ostracoden) [3]) zahllose Generationen können sich auf rein parthenogenetischem Wege folgen. Die Thatsache der Parthenogenese bewies meines Erachtens von vorn herein, dass die *Beneden*'sche Idee nicht richtig sein konnte, so geistreich und so werth sie auch war, ausgesprochen und durchgedacht zu werden. Ich kann deshalb *Valaoritis* [4]) nicht beipflichten, wenn er neuerdings noch meinte, diese Idee sei zwar nicht erwiesen, sie sei aber auch nicht widerlegt — sie war, wie mir scheint, gewissermassen in statu nascenti schon widerlegt, man hätte denn nachweisen

1) „Hydra", Leipzig 1872, p. 35.
2) „De la distinction originelle du Testicule et de l'ovaire", Bruxelles 1874.
3) siehe: *Weismann*, „Parthenogenese bei Ostracoden", Zool. Anzeiger 1880, p. 82.
4) „Die Genesis des Thier-Eies", Leipzig 1882.

können, dass hinter der Parthenogenese sich etwa eine andre, noch unbekannte Form der Befruchtung verstecke, wie denn ja *Balbiani*[1]) einen solchen Versuch wenn auch ohne Beziehung auf die *Beneden*sche Idee wirklich gemacht hat.

Es hätte meines Erachtens also eigentlich nicht einmal des Nachweises bedurft, dass die Form der Sexualgenese, wie sie *van Beneden* für Hydractinia und einige andre Hydroiden aufgestellt hatte, nicht bei allen Hydroiden, geschweige denn bei allen Metazoen Gültigkeit besitzt. Zuerst geschah dies durch *Ciamician*[2]), der zeigte, dass „bei Tubularia sowohl die Eier als auch die Samenzellen aus dem Ektoderm hervorgehen", und weiter dass bei Endendrium die Eizellen aus dem Ektoderm, die Samenzellen aus dem Entoderm herrühren. Es konnte die Sexualität der Keimblätter nicht retten, als nun *Julien Fraipont* den Nachweis brachte, dass in der That bei Campanularia flexuosa und angulata die Geschlechtszellen nach dem *Beneden*'schen Schema entstehen, und es ist nur der letzte, freilich verhängnissvolle Nagel am Sarge dieser Idee, wenn ich in vorliegendem Werke auch noch zeigen muss, dass die Art, durch deren Untersuchung *van Beneden* überhaupt auf seine Idee geführt wurde, sich nicht so verhält, wie er annahm, dass seine gewissenhafte und höchst eingehende Untersuchung von Hydractinia echinata irre geleitet wurde durch die trügerischen Bilder der optischen Schnitte, dass grade bei Hydractinia beiderlei Geschlechtszellen im Entoderm ihren Ursprung nehmen.

Mit der Widerlegung der *Beneden*'schen Idee ist die zweite Phase in der Geschichte der Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden zu Ende und es beginnt eine dritte, deren Urheber die Brüder *Hertwig* sind.

Hatte man zuerst darauf hingearbeitet, in einem und demselben Keimblatt den Ursprung von beiderlei Sexualprodukten bei allen Coelenteraten nachzuweisen, war sodann die Ansicht zur Geltung gekommen, dass die beiden Keimblätter bei allen Coelenteraten in derselben Weise sexuell differenzirt seien, so folgte darauf nun der Versuch die Coelenteraten in zwei Gruppen zu sondern, bei deren einer das Ektoderm, bei deren anderer das Entoderm Erzeuger und Träger der Geschlechtszellen sein sollte. Die Brüder *Hertwig*[3]) versuchten wahrscheinlich zu machen, dass bei den Hydromedusen und Ctenophoren die Geschlechtszellen im Ektoderm entstehen, bei den Anthozoen und Acraspeden im Entoderm; dementsprechend nannten sie die Ersten Ektocarpen, die Letzteren Entocarpen und leiteten Beide von einer gemeinsamen hypothetischen Stammform her, der sie die Fähigkeit zusprachen „im Entoderm wie im Ektoderm beiderlei Geschlechtsprodukte hervorzubringen". Das Princip der Vererbung und die Continuität der Entwicklung wären damit gerettet und das scheinbar zusammenhangslose und sprungweise Auftreten der Geschlechtszellen bald in diesem, bald in jenem Keimblatt beseitigt gewesen.

Allein soviel auch die Brüder *Hertwig* selbst an neuen, ihre Ansicht stützenden Daten beibrachten, alle Thatsachen schienen sich ihrer Theorie doch nicht fügen zu wollen. Konnte man auch in den bereits bekannten widersprechenden Angaben Irrthümer vermuthen, so wurden doch sehr bald neue Thatsachen beigebracht, die kaum alle irrig sein konnten und die sich nicht mit ihrer Anschauung vereinigen liessen. Einige kurze Mittheilungen[4]) über meine eignen Untersuchungen an Hydroidpolypen zeigten, dass selbst in dieser kleinen Gruppe die grösste Mannichfaltigkeit in den Beziehungen der

1) „Leçons sur la génération des Vertébrés", Paris 1879.
2) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX, p. 501.
3) „Die Actinien", Jena 1879, p. 166 u. f.
4) „Zool. Anzeiger", 1880 u. 1881.

Geschlechtszellen zu den Keimblättern herrscht, dass bei einigen Arten beiderlei Geschlechtsstoffe im Ektoderm entstehen (Hydra nach *Kleinenberg*, Cordylophora, Tubularia), bei andern beiderlei Geschlechtsstoffe im Entoderm (Plumularia, Sertularella), bei einer dritten Gruppe der Samen im Ektoderm, die Eier im Entoderm (Gonothyraea, Campanularia, Hydractinia irrthümlich nach *Beneden*, Clava). Auch die vierte mögliche Combination, Entstehung der Eier im Ektoderm, des Samens im Entoderm, deren von *Ciamician* behauptetes [1]) Vorkommen ich zuerst bezweifelt hatte [2]), fand sich schliesslich bei Eudendrium racemosum realisirt. Diese verschiednen Combinationen kamen auch nicht etwa in regelmässiger Vertheilung bei bestimmten systematischen Gruppen vor, sondern regellos zerstreut, ja innerhalb ein und derselben Gattung schienen die Eier bei der einen Art (Eudendrium racemosum Cav.) im Ektoderm, bei der andern (Eud. capillare Alder) im Entoderm ihren Ursprung zu nehmen. Dieses letztere Resultat kam unter Mitwirkung zweier anderer Forscher zu Stande. Zuerst stellte *Götte* meiner Angabe, dass die Eizellen bei Eudendrium nur im Entoderm angetroffen würden, seine eignen Erfahrungen entgegen [3]), nach welchen dieselben zwar auch im Entoderm, viel häufiger aber im Ektoderm vorkommen,

---

1) Uebrigens auf Grund unrichtiger Beobachtungen, denn *Ciamician* wollte die Entstehung der Eizellen aus Ektodermzellen im Gonophor von Eudendrium beobachtet haben, während sich später herausstellte, dass dieselben überhaupt nicht im Gonophor entstehen, sondern weit entfernt von demselben; siehe: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX, p. 501.

2) Zool. Anzeiger, 1880, No. 55.

3) „Zool. Anzeiger" 1880, p. 352. In dem betreffenden Artikel beschreibt *Götte* einen „neuen Hydroid-Polypen und eine neue Art der Fortpflanzung" leider nach „einem einzigen Stöckchen", welches „nur wenige Individuen" trug. Bei diesem aus Neapel stammenden Stöckchen enthielten einzelne in Zerfall begriffene Hydranthen Eizellen-artige Zellen in der zerfallnen Entodermmasse, andere schon völlig zu einem birnförmigen Körper „rückgebildete" Hydranthen zeigten unter sich in dem leeren Perisarc-Rohr Körper, die als reife Eier deutbar waren. Dieser Befund wird dahin ausgelegt, dass „die innerhalb des atrophirenden Ektodermschlauchs auswachsenden Eizellen nach der völligen Auflösung des letzteren frei werden, um endlich, sobald auch der Rest des Polypenköpfchens geschwunden ist, aus der Skelettröhre nach aussen zu gelangen und nach vollzogener Befruchtung die Embryonalentwickelung zu beginnen". Das wäre denn freilich eine von allem Bekannten ganz abweichende Art der Fortpflanzung, über deren Möglichkeit ich nicht streiten will. Dass sie aber in diesem Fall nicht erwiesen ist, wird wohl auch *Götte* nicht bestreiten wollen, denn es fragt sich doch sehr, ob die „eizellenartigen Elemente" wirklich Eizellen und die „drei relativ grossen ovoiden Körper von grobkörnigem Plasma mit einem deutlichen grossen Kern" „wirkliche Eier" waren. Aber gesetzt auch, das Erste wäre sicher, so fragt es sich doch, wie diese Eizellen, die ja noch klein sind, vor dem Zerfall bewahrt bleiben, ja sogar heranwachsen mitten unter Trümmern. Darauf lässt sich vielleicht auch mit einer weiteren Hypothese antworten, allein eben doch nur mit einer auf eine einzige, recht unsichere Beobachtung gestützten Hypothese. Dass vollends die „drei grossen ovoiden Körper „wirkliche Eier" waren, muss ich sehr bezweifeln, ich möchte sie viel eher für verschluckte Nahrungskörper halten. Bei Obelia und Gonothyraea findet man oft eiähnliche runde Körper im Magen der Hydranthen, oft mehrere beisammen, und in dem *Götte*'schen Fall liegen die drei Eizellen unmittelbar unter dem zu einem „birnförmigen Körper" reducirten Hydranthenköpfchen und — was *Götte* nicht hervorhebt, aber abbildet — in dem Rest des Hydranthenköpfchens liegt ein genau ebenso aussehender, aber kleinerer „ovoider Körper". Mir scheint doch, eine so stark von allem Bekannten abweichende Art der Fortpflanzung könne unmöglich auf so unsichere Daten hin angenommen werden, und man wird weitere Bestätigung abwarten müssen. Die von *Götte* beschriebene Atrophirung einzelner Hydranthen und Coenosarc-Stücke habe ich an verschiednen Hydroiden zum Oefteren gesehen (siehe: „Gonothyraea"), freilich ohne Verbindung mit der Fortpflanzung. Soviel ich erkannt habe, hängt sie von unvollkommner Ernährung des ganzen Stocks oder einzelner Theile ab, wie auch neuerdings *Marshall* an die schon von *Kleinenberg* gesehene Thatsache erinnert (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII, p. 681), dass „bei schlecht genährten Stöcken von Hydra Schwund der Knospen eintritt, während das Mutterthier kaum merklich" abnimmt. Ich gestehe, dass mir die Richtigkeit der *Götte*'schen Deutung sehr zweifelhaft ist, besonders auch deshalb weil diese Hydrella eine starke Aehnlichkeit mit der längst bekannten Gattung Halecium hat, welche sich in gewöhnlicher Weise durch Gonangien und Gonophoren fortpflanzt. In Neapel kommt mindestens eine Art von Halecium sehr häufig vor; sie ist allerdings meist verzweigt, allein da sie als Raum-Parasit auf andern Hydroiden wächst — ganz wie Hydrella — so könnte sie auch wohl einmal blos aus einem „kriechenden Stamm mit einfachen Zweigen" bestehen, je nach dem Platz, der sich ihr bietet. Halecium besitzt dieselbe Art der rudimentären Hydrotheca, wie sie *Götte* für Hydrella beschreibt, mit schüsselförmig umgebogenem Rande und „querer, in der Mitte für den Durchtritt des Polypenstiels durchbohrter Membran" zur Stütze des Polypenköpfchens. Es würde also wohl zunächst zu zeigen sein,

und *Kleinenberg* [1]) legte dann bald darauf dar, dass die Eizellen bei Eudendrium im Ektoderm entstehen, dass sie aber die Fähigkeit besitzen ins Entoderm einzuwandern und ebenso vom Entoderm aus sich wieder ins Ektoderm zurückzubegeben. Ehe indessen noch seine Abhandlung erschienen war, hatte mir die Untersuchung des Eudendrium racemosum Cav. ähnliche Resultate ergeben, und da mein früheres Untersuchungsobjekt eine andre Art, Eudendrium capillare Alder gewesen war, so stellte sich somit als Grund unsrer beiderseitigen Beobachtungsdifferenzen das verschiedene Verhalten zweier Arten derselben Gattung heraus.

Der Schwerpunkt meiner damaligen Untersuchungen lag übrigens nicht in den Beziehungen der Geschlechtszellen zu den Keimblättern, sondern in der Beobachtung, dass bei einem Theil der Hydroidpolypen die Geschlechtszellen nicht — wie man bisher angenommen hatte — in den Geschlechts-Individuen, den Gonophoren, ja nicht einmal in ihren Trägern den Blastostylen entstehen, sondern im Coenosarc des Stockes, im gemeinsamen Parenchym des Stammes und der Aeste [2]). Es zeigte sich, dass dies nicht nur bei den Eizellen, sondern auch bei den männlichen Keimzellen vorkommt (Plumularia), und ich unterschied nun „in Bezug auf den Ursprung der Geschlechtszellen" zwei Gruppen von Hydroiden: coenogone Hydroiden mit coenosarcalem Ursprung der Geschlechtszellen und blastogone Hydroiden, bei welchen die Geschlechtszellen in der Geschlechtsknospe selbst entstehen. Dass damit nicht etwa systematische Gruppen gemeint sein sollten, geht schon daraus hervor, dass mir schon damals eine Art (Gonothyraea) bekannt war, bei welcher die weiblichen Geschlechtszellen coenogon, die männlichen blastogon zu sein schienen, es wäre indessen besser gewesen, nur von coenogonen und blastogonen Keimzellen zu reden, in welcher Form man die Worte auch heute noch beibehalten kann.

Diese Beobachtung eines coenosarcalen Ursprungs der Geschlechtszellen ist übrigens nicht ohne Vorläufer gewesen. Eizellen wenigstens waren schon früher von verschiednen Beobachtern im Coenosarc gesehen worden. So erwähnt *Quatrefages* [3]) rundliche Körper, die er für Eier hielt, im Coenosarc von Hydractinia, so beobachtete *F. E. Schulze* [4]) bei Cordylophora „in den tieferen Ektodermlagen des Coenenchyms der Seitenäste hier und da grosse ovale oder kuglige membranlose Zellen mit dunkelkörnigem Protoplasma, einem scharf umgrenzten hellen Kerne von bedeutendem Umfange und sehr grossem Kernkörperchen, welche Zellen halbreifen Eiern so ähnlich sahen, dass „er nicht umhin konnte, sie für solche zu halten". Die Annahme, „dass es sich hier um wirkliche Eier handelte", schien ihm um so weniger befremdend, als „ja auch die Gonophoren, in deren Ektoderm sich die Eier für gewöhnlich entwickeln, Nichts als grossartige Ausstülpungen des Coenenchymrohres darstellen".

Kurz vor meinen Mittheilungen hatte *Fraipont* seine Beobachtungen über den Ursprung der Geschlechtszellen bei Campanularia veröffentlicht [5]) und darin auch erwähnt, dass man jungen Eizellen „non seulement dans l'entoderme des pédicules des Gonangium femelles, mais encore dans l'entoderme des stolons et des rameaux" begegnet. Er gibt zugleich an, dass *E. van Beneden* dieselbe Beobachtung schon vor einigen Jahren bei Campanularia dichotoma gemacht habe. Offenbar war *Fraipont*'s Interesse damals von der *Beneden*'schen Idee von der Sexualität der Keimblätter gefangen genommen, sonst

---

welche Unterschiede Hydrella von Halecium trennen, und zwar ohne dass die problematische Fortpflanzung der Ersteren mit in die Wagschale gelegt wird.

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XXXV (1881), p. 326.

2) Zool. Anzeiger 1880, p. 226 und p. 367, sowie 1881, p. 111.

3) Annales scienc. nat. 2 sér. Vol. XX, 1843.

4) „Cordylophora" 1871, p. 38.

5) Zool. Anzeiger 1880, No. 51.

würde er nicht gesäumt haben, sich die Frage vorzulegen, welche Bedeutung diesen coenosarcalen Eizellen zukomme, ob sie blosse Luxusbildungen sind, bestimmt später zu Grunde zu gehen, oder ob ihnen ein höherer Werth zukommt. Es handelte sich für ihn vor Allem um den Nachweis der entodermalen Entstehung der Eizellen, und so trat er der Frage nicht näher, in welchem Theile des Stockes die definitiven Eier entstehen, ob in den Geschlechts-Individuen oder etwa weit davon entfernt im Coenosarc des Stockes.

Auch *van Beneden*'s Beobachtung an Hydractinia [1]) gehört hierher, nach welcher die Eizellen nicht im Gonophor selbst entstehen, sondern in derjenigen Stelle der Blastostylwand, welche sich nachher zum Gonophor ausstülpt. Er hatte also eigentlich schon einen Fall coenosarcaler Genese beobachtet, wenn freilich auch einen wenig auffälligen, insofern die Eizellen in demselben Stück der Körperwand entstanden, welches kurz darauf zum Gonophor wird.

Bei den meisten Hydroiden mit coenogonen Eizellen ist der Weg, den dieselben von ihrer Ursprungsstätte bis zum Gonophor hin zurückzulegen haben, ein viel weiterer. Zwar hatte ich zuerst versucht, diese Ortsveränderungen der Eizellen durch blosse Wachsthumsverschiebungen zu erklären, schon in meiner zweiten Mittheilung [2]) aber sprach ich die Ueberzeugung aus, dass die Erscheinungen nur durch aktive Bewegungen der Eizellen zu erklären sind und wies auf die „amöbenartig verästelte Gestalt" vieler coenosarcaler Eizellen hin. Amöboide Bewegungen waren ja auch damals schon durchaus nichts Neues bei Eizellen, und auch ein wirkliches Kriechen derselben war von *Haeckel* [3]) bei Spongien und bei Medusen direkt beobachtet worden. In meiner dritten Mittheilung [4]) endlich konnte ich nicht nur den direkten Beweis für den bisher nur erschlossenen Vorgang bringen, sondern zugleich auch zeigen, dass die Ortsbewegungen der Eizellen gesetzmässige sind, dass sie nach bestimmtem Ziele gerichtet sind und dass sie von dem einen in das andere Keimblatt gehen können. An Präparaten von Eudendrium racemosum fand ich an bestimmten Stellen einzelne Eizellen, welche „die Stützmembran durchbohrt hatten und zur Hälfte im Ektoderm, zur Hälfte im Entoderm lagen". Unmittelbar vorher war *Kleinenberg*'s oben erwähnte Abhandlung erschienen, in welcher er das Ueberwandern der Eizellen von Eudendrium aus dem Ektoderm ins Entoderm und vice versa nach Beobachtung am lebenden Objekte schilderte und damit jeden Zweifel an der Richtigkeit meiner Deutung im Voraus beseitigte.

Aus dieser Thatsache der Ueberwanderung von Eizellen aus einem Keimblatt in das andere folgte vor Allem, dass von nun an die blosse Beobachtung von Eizellen innerhalb eines Keimblattes noch keineswegs zu der Annahme berechtigte, dass dieselben auch dort entstanden seien, wie dies denn von *Kleinenberg* mit vollem Recht hervorgehoben wurde. Indessen ist dies Argument von geringerer praktischer Wichtigkeit, als man vielleicht im ersten Augenblick glauben konnte, da Eudendrium die einzige bekannte Gattung war und noch ist, bei welcher in beiden Leibesschichten des Coenosarc Eizellen vorkommen. Allerdings aber eröffnete sich damit die Möglichkeit, dass nicht bloss weibliche, sondern auch männliche Keimzellen, ja vielleicht sogar diejenigen Zellen aus dem einen in das andere Blatt überwandern könnten, welche noch keine Keimzellen sind, sondern aus

---

1) „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire" Bruxelles, 1874.

2) Zool. Anzeiger 1880, p. 367.

3) *Haeckel* sagt von einer Meduse aus der Familie der Codoniden, Amalthaea amoebigera: „Das dicke cylindrische Magenrohr ist mit einer geringen Anzahl grosser amöboider Eizellen bedeckt, die gleich Amöben langsam umherkriechen." „System d. Medusen" p. 38 u. Taf. I, Fig. 10 u. 11.

4) Zool. Anzeiger 1881, p. 111.

welchen erst solche hervorgehen sollen. So konnte der vortreffliche, leider der Wissenschaft viel zu früh entrissene *Balfour*[1]) schon die Möglichkeit in Aussicht stellen, dass trotz der scheinbaren Verschiedenheit dennoch „ein gemeinsamer Ursprungstypus für die Keimzellen bei den Coelenteraten besteht", indem es denkbar sei, dass „eine immer weiter zurückverlegte Wanderung der Keimzellen aus dem Ektoderm in das Entoderm" stattgefunden habe. Es wird sich zeigen, dass diese Vorstellung im Allgemeinen und wenigstens für Hydroiden und Siphonophoren zutrifft, wenn freilich auch die angenommenen Vorgänge in andrer Weise und aus andern Motiven stattgefunden haben, als es *Balfour* dachte. Es wird sich aber weiter herausstellen, dass es zunächst vor Allem darauf ankommt, den Ort genau festzustellen, an welchem die Keimzellen entstehen und zwar nicht blos ob im Entoderm oder im Ektoderm, sondern topographisch in Bezug auf den ganzen Stock; grade die Frage nach dem Ort der Differenzirung — oder wie ich sagen werde — nach der Keimstätte ist von der grössten Wichtigkeit. In vielen Fällen nämlich liegt die Entscheidung über die Abstammung der Keimzellen jenseits der Grenzen der möglichen Erfahrung, d. h. es ist nicht möglich, durch Untersuchung der betreffenden Art für sich allein mit absoluter Sicherheit zu sagen, ob die Keimzellen Abkömmlinge des Blattes sind, in welchem sie beobachtet werden, oder ob sie von eingewanderten Zellen abstammen. Nimmt man aber die vergleichende Methode zu Hülfe, überblickt man die Lage der Keimstätte bei einer grösseren Zahl von Arten, so kann man allein schon aus dieser Vergleichung mit grosser Sicherheit Schlüsse auf die Abstammung der Keimzellen ziehen, die dann wieder in vielen Fällen eine Stütze an den Beobachtungen der einzelnen Art finden. Auf diese Weise wird man zu einem befriedigenden Verständniss der Erscheinungen geführt. Bisher ist immer nur von einer Entstehung im Entoderm oder im Ektoderm oder, wie *Kleinenberg* lieber will, „aus Entoderm- oder aus Ektodermzellen" die Rede gewesen, erst meine Entdeckung der coenosarcalen Entstehung bei gewissen Arten brachte darin einen gewissen Umschwung hervor. Doch spricht auch *Kleinenberg* in Bezug auf Eudendrium nur von der Entstehung aus Ektodermzellen und im Ektoderm, ohne den Ort näher zu bestimmen, an welchem die Differenzirung von Ektodermzellen in Keimzellen vor sich geht. Aber weder bei Eudendrium noch bei irgend einer andern Art, die ich kenne, entstehen die Keimzellen an beliebigen Stellen, sondern sie haben überall eine ganz bestimmte Keimstätte und grade bei Eudendrium führt allein die Kenntniss dieser Keimstätte zu einem richtigen Verständniss der Wanderungen der Eizellen, die auch nicht ziel- und regellos aus dem Ektoderm ins Entoderm hin und her gehen, sondern die im Grossen und Ganzen fest bestimmte Bahnen einhalten. Ganz ebenso aber verhält es sich bei allen andern Arten, überall bestimmte Keimstätten, überall — wenn überhaupt — fest bestimmte Wanderungen.

Wenn es somit im speciellen Theil dieser Untersuchungen vor Allem darauf ankam, die Keimstätte einer jeden Art festzustellen, so verzeihe man, wenn dies vielleicht manchmal mit allzu grosser

1) „Vergleichende Embryologie" Bd. II, p. 668.

2) Es ist wohl kaum gerechtfertigt, wenn *Kleinenberg* in seinem oben angeführten Artikel über Eudendrium mir es als „fehlerhaft" aufrechnet, dass ich von einer Entstehung „im Entoderm" oder „im Ektoderm" gesprochen habe. Vor seiner und meiner Entdeckung, dass die Eizellen die Stützlamelle durchbohren können, war es vielmehr vollkommen berechtigt, eine Entstehung im Entoderm für gleichbedeutend zu halten mit einer Entstehung „aus Entodermzellen", ja selbst diese Entdeckung änderte daran genau genommen nicht viel, wenigstens stellte sie doch nur die Möglichkeit in Aussicht, dass nicht blos fertige Keimzellen, sondern auch schon undifferenzirte zukünftige Keimzellen wandern können. Es geht aber aus dem oben Gesagten hervor, dass die Bestimmung, ob die Keimzellen im Ektoderm oder im Entoderm entstehen, heute eine noch erhöhte Wichtigkeit besitzt, da sie erst die Grundlage bilden kann für die weitere und tiefer gehende Frage nach der Abstammung der Keimzellen. Ich werde deshalb auch in Zukunft noch von einer Entstehung im Entoderm oder im Ektoderm reden müssen.

Ausführlichkeit geschah. Diese Bestimmungen mussten mit möglichst grosser Sorgfalt gemacht werden, weil sie die Grundlage aller folgenden Schlüsse bilden, und ich konnte dabei mit ganz wenigen Ausnahmen die Angaben früherer Untersucher nicht ohne Nachprüfung annehmen, weil im Laufe der Untersuchung allmälig gewisse Fehlerquellen hervortraten, die früher unbekannt gewesen und also auch unberücksichtigt geblieben waren. In zahlreichen Fällen ist es nicht möglich, die Keimstätte einer Art mit sicherer Vermeidung eines Irrthums zu bestimmen ohne Anwendung der Schnittmethode. Diese bei Hydroiden anzuwenden ist aber erst in neuester Zeit versucht worden, zuerst wohl von den Brüdern *Hertwig* bei Medusen, und alle die oben erwähnten Angaben verschiedener Autoren über Entstehung der Geschlechtszellen bei Hydroiden mit einziger Ausnahme der *Hertwig*'schen beruhen auf optischen Schnitten unter Beihülfe anderer Methoden.

Aber noch in andrer Beziehung hat man sich den Weg zur richtigen Erkenntniss dieser Verhältnisse erschwert: man hat zu wenig individualisirt und viel zu viel generalisirt. Noch die neueste nachher noch zu erwähnende Arbeit auf diesem Gebiet leidet in hohem Grade an diesem Fehler. Glaubte man bei einer Art einen ektodermalen Ursprung festgestellt zu haben, so verstand es sich ganz von selbst, dass es sich bei den übrigen Arten derselben Gattung ebenso verhalte und war bei einer Medusenzeugenden Art entodermaler Ursprung nachgewiesen, so wurde die zweite Medusentragende Art schon unter der Voraussetzung der Beobachtung unterworfen, dass es sich hier ebenso verhalten werde. Meine oben erwähnte Angabe, dass das eine Eudendrium seine Eizellen im Ektoderm, das andere im Entoderm bilde, ist gewiss auf vielen Unglauben gestossen; aber es handelt sich hier um verschiedne Stadien phyletischer Entwicklungsprocesse, deren Gang auf keine Weise besser aufgedeckt werden kann, als durch Untersuchung möglichst vieler nahe verwandter Formen.

Diese Ueberzeugung stellte sich mir schon früh fest, und so lag mir nicht nur daran, möglichst viele Arten zur Untersuchung heranzuziehen, sondern besonders auch nahe verwandte Formen, von deren Geschlechts-Individuen sich voraussetzen liess, dass sie einer verschiednen phyletischen Entwicklungsstufe angehören. Ich habe mich deshalb bemüht, möglichst viele, gewissermassen correspondirende Arten zu erhalten, verwandte Arten oder Gattungen, von welchen die eine Medusen, die andere medusoide Gonophoren, die dritte einfache Sporophoren hervorbringt. Phyletische Verschiebungsprocesse der Keimstätte, falls sie überhaupt stattgefunden haben, mussten hier besonders deutlich hervortreten. Leider ist es mir nicht immer geglückt, das gewünschte Material zu erlangen und auf manche interessante Gegenüberstellung musste ich verzichten. Wer selbst über Hydroiden gearbeitet hat, der wird dies verstehen, denn so leicht es auch hält, sich die häufigen Arten zu beschaffen, so schwer ist es oft, eine bestimmte, seltnere Art zu erhalten. Im Ganzen ist die Zahl der Hydroiden, welche man einem günstigen Zufall verdankt und nicht zu jeder Zeit erzwingen kann, die grössere. Gibt es doch eine ganze Reihe von Arten, die bis jetzt nur ein oder ein paar Mal gefunden worden sind und von gar mancher Art ist nur das eine Geschlecht bekannt. Allerdings gestatten die während meiner Arbeit von verschiednen Seiten her immer mehr vervollkommneten Conservirungsmethoden jetzt sehr wohl histologisch brauchbares Hydroiden-Material von auswärts zu beziehen, dies wird aber mehr späteren Untersuchern zum Vortheil gereichen, da diese Methoden bisher noch nicht allgemein bekannt waren, jedenfalls noch nicht bis zu Denen durchgedrungen waren, welche am ersten noch seltnere Hydroiden erbeuten, ich meine die Specialisten auf diesem Gebiete. Immerhin war es mir möglich neunzehn Gattungen von Tubulariden, fünf Gattungen von Campanulariden, sechs von Sertulariden und sechs von Siphonophoren meist in beiden Geschlechtern zu untersuchen. Die Zahlen

der drei letzteren Gruppen hätte sich leicht vermehren lassen, und besonders bei Siphonophoren hätte es mir nicht an Material gefehlt zu noch weiterer Ausdehnung der Untersuchung. Allein grade bei den Familien der Siphonophoren, welche mir in mehreren andern Gattungen zu Gebote gestanden hätten, den Calycophoriden und Physophoriden zeigte sich eine so grosse Uebereinstimmung in der Genese der Sexualzellen, dass weitere Untersuchungen entbehrlich erscheinen konnten, und ähnlich verhielt es sich bei Sertulariden und Plumulariden. Die grösste Mannichfaltigkeit der Sexualgenese zeigten die Tubulariden und auf diesem Gebiete wird auch jede später noch zur Untersuchung gelangende Form ein werthvolles Resultat ergeben und das Bild vervollständigen, welches ich aus den bis jetzt gewonnenen Resultaten zusammenzusetzen versuchen werde.

Dass ich die Siphonophoren mit in den Kreis meiner Untersuchung gezogen habe, bedarf wohl keiner Rechtfertigung, eher, dass ich die höheren Medusen bei Seite gelassen habe. Grade hier aber liessen die bereits vorliegenden Untersuchungen, besonders die der Brüder *Hertwig* [1]), eine nochmalige Untersuchung entbehrlich erscheinen. Ausserdem unterliegt es ja keinem Zweifel mehr, dass die Verwandtschaft zwischen Hydroiden und Siphonophoren eine viel grössere ist als zwischen diesen beiden Gruppen und den Acalephen, dass die Letzteren vielmehr genauere Beziehungen zu den Anthozoen erkennen lassen. Bei den craspedoten Medusen, für welche ebenfalls eingehende Angaben der Brüder *Hertwig* vorliegen, konnte ich auf eine Nachuntersuchung schon deshalb nicht verzichten, weil sich bald herausstellte, dass die rein ektodermale Entstehung der Geschlechtszellen, wie sie diese Forscher annehmen, zwar ihre volle Gültigkeit hat für viele Arten, aber nicht für alle und es sich somit darum handeln musste, die Ursachen dieser Abweichungen von der Regel klar zu legen.

Es bleibt mir noch übrig die neueste litterarische Leistung auf dem behandelten Gebiete zu erwähnen. Als das Manuskript dieser Untersuchungen in den meisten Theilen bereits abgeschlossen war, erschien eine grössere Arbeit von *A. de Varenne* über dasselbe Thema [2]). Ihr waren zwei vorläufige Mittheilungen vorhergegangen, welche von Herrn *Lacaze-Duthiers* im Jahr 1881 der französischen Akademie vorgelegt worden waren [3]). Diese Arbeiten bestätigen zum Theil meine Angaben über die cönosarcale Entstehung der Keimzellen bei gewissen Arten, versuchen aber zugleich dieselben dahin zu erweitern, dass bei allen Hydroiden sowohl männliche als weibliche Keimzellen im Coenosarc des Stockes und zwar im Entoderm entstehen. Hatte ich in meinen bisherigen Mittheilungen coenogone und blastogone Arten unterschieden, d. h. solche, bei welchen die Geschlechtszellen im Coenosarc und solche, bei denen sie in der Geschlechts-Knospe entstehen, so sind nach *de Varenne* alle Hydroiden coenogon und zwar ohne Unterschied, mögen sie freilebende Medusen oder sessile Gonophoren her-

1) „Der Organismus der Medusen", Jena 1878.

2) „Recherches sur les Polypes hydraires", Arch. Zool. expér. et gén. Vol. X, Paris 1882.

3) Compt. rendus de l'Académie des sciences, 1881, 2 sém. No. 7 u. 24, p. 345 u. 1032. Die erste dieser Mittheilungen erschien am 16. August 1881; wenn der Autor sich in seiner jetzt erschienenen Abhandlung darüber beklagt, dass ich seine damalige Mittheilung in einem Aufsatz in den „Annales des sciences" nicht erwähnt habe, der Ende 1881 erschien, so will ich nicht unterlassen, zu bemerken, dass dies seinen Grund einfach darin hat, dass das Manuskript dieses Aufsatzes schon im December 1880 sich nicht mehr in meinen Händen, sondern in Frankreich befand. Uebrigens kann es sich ja hier um eine Prioritätsfrage gar nicht handeln, da meine Entdeckung der coenosarcalen Entstehung schon mehr als ein Jahr vor Herrn *de Varenne*'s erster Publikation erschienen ist und zwar in dem weit verbreiteten, wohl auch in Roscoff gehaltenen „zoologischen Anzeiger". Herr *de Varenne* hat seine Arbeit, wie er selbst sagt, im Sommer 1880 begonnen, und meine beiden ersten Mittheilungen erschienen am 10. Mai 1880 und am 26. Juli 1880. Es entspricht deshalb nicht ganz dem Sachverhalt, wenn *de Varenne* sagt, er habe sich „en même temps" wie ich mit dieser Frage beschäftigt, wenigstens konnte er kaum wissen, dass ich in der Feststellung einer coenosarcalen Genese nicht den Abschluss, sondern den Anfang meiner Arbeit gesehen habe.

vorbringen. Der Verfasser ist allerdings so vorsichtig, die Clausel hinzuzufügen, dass er dies nur für die von ihm untersuchten Arten behaupte, was hat aber dann die so bestimmt ausgesprochene Generalisirung für einen Werth? Verfasser hat sechs Arten untersucht und davon drei nur im weiblichen Geschlecht [1])!

Soweit die historische Entwicklung der Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydromedusen. Es sind in jüngster Zeit noch mehrere, zum Theil sehr interessante Publikationen über Hydromedusen erschienen; dieselben sind jedoch vorwiegend histologischen, allgemein morphologischen oder biologischen Inhalts und beziehen sich nicht oder nur ganz nebenbei auf die hier in den Vordergrund gestellten Fragen. Soweit sie mit den von mir zu berührenden Punkten zusammentreffen, sollen sie an geeigneter Stelle im speciellen Theil Erwähnung und Besprechung finden.

1) Ueberhaupt lässt diese Publikation doch gar zu sehr den Anfänger erkennen. Was soll man dazu sagen, wenn heute Jemand weitläufig die Entstehung einer Meduse durch Knospung beschreibt und den Glockenkern, d. h. jene so oft beschriebene Ektoderm-Wucherung, von deren Verhalten die ganze Bildung bestimmt wird, weder kennt noch erkennt? Der Autor hält denselben für einen Hohlraum und lässt die Medusenbildung mit einem „enfoncement de la partie centrale de l'entoderme" beginnen, während in Wahrheit dieses „enfoncement" die mechanische Folge der Einwucherung des Glockenkerns ist. Ebensowenig hat *de Varenne* eine Ahnung von der Existenz einer „Entoderm-Lamelle", welche nun doch schon seit fünf Jahren durch *Claus* („Halistemma tergestinum", Arb. Wien. zool. Institut, Bd. I, p. 1, 1878) und die Brüder *Hertwig* („Der Organismus der Medusen", Jena 1878) entdeckt worden ist. Er beschreibt ganz ruhig die Bildung der Radiärkanäle durch „4 processus de l'entoderme" (p. 41), wie man dies früher zu thun pflegte. Da kann man sich freilich nicht wundern, wenn auch die Resultate der eignen Untersuchungen, wenn auch zum Theil formell richtig, doch ungemein schwach begründet sind.

II. Untersuchungsmethoden und Terminologie,

nebst Bemerkungen über die Morphologie der Hydromedusen.

Trotz der grossen Zartheit und Durchsichtigkeit vieler Hydroiden, Medusen und Siphonophoren reicht man doch zur Erkenntniss ihres Baues mit der Betrachtung des lebenden Thieres allein nicht aus, sondern ist auf Färbungs-, Macerations- und Schnitt-Methoden angewiesen. Man braucht dies heutzutage kaum noch besonders zu sagen, da im Allgemeinen eher eine Vorliebe für das Studium der Präparate herrscht und vielleicht manchmal das des lebenden Thiers etwas zu sehr in den Hintergrund tritt. Auch bei Hydroiden ist am lebenden Thier gar Manches zu sehen, was am Präparat wenig oder gar nicht hervortritt, und es wäre ohne Zweifel am besten, wenn man beide Methoden der Untersuchung stets nebeneinander anwenden könnte. Leider ist dies für einen Binnenland-Bewohner nicht zu jeder Zeit ausführbar und gar oft — besonders in den späteren Stadien meiner Untersuchungen — habe ich es bedauert, gewisse Fragen, die erst im Laufe der Beobachtungen klar hervorgetreten waren, nicht an frischem, lebendem Material in Angriff nehmen zu können. Ganz besonders bezieht sich dies auf die Bewegungserscheinungen der Keimzellen, die meist erst dann mit vollem Erfolg am lebenden Objekt studirt werden können, wenn man über das Wann und Wo ihres Auftretens durch die Untersuchung der Präparate bereits unterrichtet ist.

So wünschenswerth aber die Controlirung der Resultate durch den Befund am lebenden Thier auch ist, der Schwerpunkt der Untersuchung liegt doch im Präparate, und es handelte sich deshalb vor Allem um gute Methoden der Conservirung, die Vorbedingung brauchbarer Präparate. Ich habe in den fünf Jahren meiner Untersuchung mehrfach die Methode der Conservirung gewechselt. Zuerst wandte ich hauptsächlich die von *F. E. Schulze* angegebene Methode an, die lebenden Stöckchen in wenig Wasser mit Osmiumsäure zu übergiessen. Das oft unvermeidliche Nachdunkeln der sonst sehr schönen und für gewisse Zwecke auch unentbehrlichen Präparate, sowie die Unannehmlichkeit der Osmiumsäure-Dämpfe liessen mich aber bald andere Methoden versuchen. Eine Zeit lang wandte ich Picrinsäure zum Tödten und Härten der Kolonien an, auch schwache Chromsäure-Lösungen und erhielt auch mit diesen Methoden brauchbare Resultate. Bei Weitem vorzuziehen ist indessen die auch durch ihre Einfachheit empfehlenswerthe Methode, die Thiere direkt in absolutem Alkohol zu tödten. Allerdings erhält man auf diese Weise die Polypen nicht leicht in völlig entfaltetem Zustand, auch können kleine Schrumpfungen gewisser Zellen oder Zellengruppen eintreten; allein trotzdem sind so konservirte Stöcke für die Untersuchung besonders der Geschlechtsverhältnisse vollkommen brauchbar und bieten vor den Säure-Präparaten den grossen Vortheil, allen Färbungsmitteln zugänglich zu sein. Ein grosser Theil meiner Präparate ist auf diese Weise konservirt. Erst auf der zoologischen Station zu Neapel lernte ich durch Herrn Dr. *Lang*[1]) die von ihm erfundene und zuerst für Turbellarien an-

1) „Zool. Anzeiger" No. 1 (1878) u. No. 19 (1879).

gewandte Methode kennen, die wieder entschieden den Vorzug vor der einfachen Alkohol-Tödtung verdient: die Tödtung mittelst warmer, concentrirter Sublimatlösung. Man übergiesst die voll ausgebreitete lebende Kolonie plötzlich mit etwa 60° R. heisser Sublimatlösung; sie erstarrt momentan, ohne dass eine Zusammenziehung erfolgt. Man spült sofort den Stock, dessen Polypen aufs Schönste mit ganz ausgestreckten Tentakeln und Rüssel erhalten sind, in Wasser ab und bringt ihn dann zur allmäligen Erhärtung erst in schwachen, dann in stärkeren und starken Alkohol. Auch solche Stöckchen können mit allen beliebigen Färbemitteln behandelt werden.

Besonders wichtig war mir diese Methode für die Untersuchung von Siphonophoren. Mit keinem andern Mittel gelang es, diese äusserst empfindlichen Organismen so rasch zu tödten, dass sie sich nicht noch vorher aufs Aeusserste zusammenziehen konnten. Bei sehr grossen Kolonien wird man freilich gut thun, nur einzelne Stücke mit Sublimat zu tödten, und auch da lässt sich nicht immer jede Contraction verhüten, wenn eine Unmasse von Deckblättern den Stamm und die Anhänge umhüllen und das momentane Eindringen des Sublimats verhindern. Bei kleineren Siphonophoren und bei solchen, die nur wenige oder keine Deckblätter besitzen, ist es mir oft gelungen, ganze Kolonien oder doch grosse Stücke davon in ausgestrecktem Zustand zu conserviren.

Von Färbungsmitteln habe ich hauptsächlich die Grenacher'schen Carmin-Lösungen, Picrocarmin und Hämatoxylin benutzt. Zur Anfertigung von Schnittserien bediente ich mich längerer Zeit des von *Calberla* angegebenen Verfahrens (Einbettung in eine Mischung von Eiweiss und Eigelb), habe es aber später gegen das von *Giesbrecht* [1]) angegebene Verfahren der Einbettung in Paraffin mit nachfolgender Fixirung der Schnitte durch Schellaklösung vertauscht, welches viel weniger zeitraubend und in jeder Beziehung vorzüglich ist.

Die Wichtigkeit der Schnittmethode gerade für die Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse der Hydromedusen kann nicht zu sehr betont werden; sobald es sich um die Feststellung der Keimstätte oder gar um die Herkunft der Keimzellen handelt gewährt keine andre Methode dieselbe Sicherheit. Ich habe dies zu meinem Schaden mehrfach erfahren, indem ich in der ersten Zeit meiner Untersuchungen bei kleinen und durchsichtigen Stöckchen die Anfertigung von Schnitten für überflüssig hielt und mich mit dem optischen Schnitt begnügte. Die coenosarcale Entstehung der männlichen Keimzellen bei Campanularien ist mir dadurch lange Zeit verborgen geblieben. Wenn ich trotzdem nicht blos wirkliche, sondern auch viele optische Schnitte auf den Tafeln abgebildet habe, so hat dies nicht nur in jenem Irrthum seinen Grund, dass ich die Anfertigung von Schnitten bei den ganz durchsichtigen Arten (Campanularien, Plumularien) früher für nutzlos hielt, sondern auch darin, dass sich auf optischen Schnitten mehr einzeichnen lässt, als auf wirklichen. So sind auf den meisten Figuren über Eibildung von Plumularia, Gonothyraea, Eudendrium und Andern in den optischen Schnitt des Coenosarc's nicht blos diejenigen Eizellen eingezeichnet, welche in der einmal angenommenen optischen Schnittfläche lagen, sondern auch die darüber oder darunter liegenden. Auf diese Weise wurde es möglich, eine viel vollständigere Anschauung der Verhältnisse zu geben, als die Abbildung eines wirklichen Schnittes gestattet hätte. Für die Untersuchung sind die wirklichen Schnitte ungleich wichtiger, für die Darstellung aber der einmal festgestellten Thatsachen ziehe ich häufig den optischen Schnitt vor.

Auch Macerations-Methoden wurden mehrfach angewendet, weniger zur Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse, als des histologischen Baues. Ausser den bekannten Methoden (verdünnte Essig-

1) Zool. Anzeiger, 1881, p. 483.

säure, sehr verdünnte Osmiumsäure, die *van Beneden'sche* Mischung von Chromsäure und Platinchorür [1]) u. s. w.) bediente ich mich auch des Nelkenöls mit Vortheil, wenn mir nicht frisches, sondern nur conservirtes Material zur Verfügung stand. Man bringt das zu zerlegende Stück aus absolutem Alkohol in Nelkenöl und lässt es mehrere Tage oder selbst Wochen darin liegen. Es hält nachher leicht, die Gewebselemente zu isoliren, wenn freilich auch mehr Bruchstücke mit unterlaufen als bei Macerirung frischen Materials. Auch die von *Moleschott* zuerst für Isolirung der glatten Muskelzellen der Wirbelthiere angegebene 32 % Kalilauge lässt sich mit Nutzen bei frischem Material anwenden.

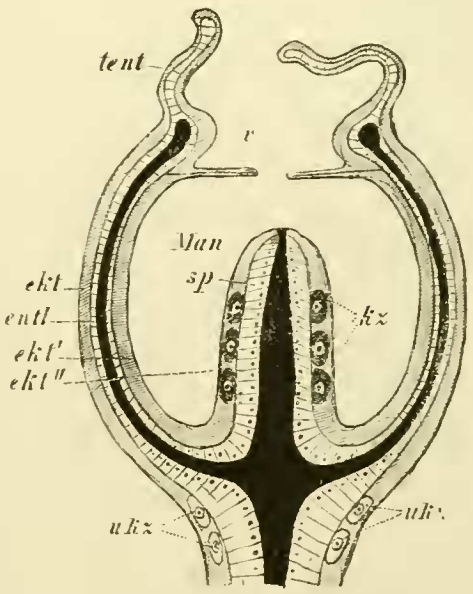
Man kann über Hydromedusen nicht schreiben, ohne sich einer ganzen Anzahl von Kunstausdrücken zu bedienen und es ist deshalb wohl am Platze sich vorher über dieselben zu verständigen. *Huxley* [2]) und *Allman* [3]) gebührt das grosse Verdienst, hier zuerst Bahn gebrochen zu haben; ich werde mich im Allgemeinen ihrer Terminologie bedienen, muss aber einige ihrer Ausdrücke zuerst etwas schärfer präcisiren, als es *Allman* zu einer Zeit thun konnte, deren Kenntnisse über Hydromedusen hinter der heutigen nicht unerheblich zurückstand, mögen auch seitdem erst elf Jahre verflossen sein. Eine grosse Anzahl von Ausdrücken nehme ich unverändert an, so Perisarc für die Chitinscheide, das hornige Skelett der Polypen, Hydranth für die Einzelpolypen mit Mund und Tentakeln, Hydrotheca für die Chitinkapsel, in welcher das Hydranthenköpfchen bei den Calyptoblastea eingeschlossen ist, Gonotheca für die Chitinhülle der Geschlechtskapseln; Hydrorhiza für Wurzelausläufer, Hydrocaulus für die Theile des Stöckchens zwischen Hydranth und Wurzelröhren, Coenosarc für die Weichtheile des Stockes mit Ausnahme der Hydranthen und Geschlechtsindividuen. Auch der Ausdruck „Gonangium" für die Geschlechtskapseln der Thecaphoren ist nicht zu entbehren und sollte nicht — wie es öfters geschieht — mit dem ihm untergeordneten Begriff des Gonophor's verwechselt werden. Ein Gonangium ist die Kapsel, innerhalb deren ein in bestimmter Weise modificirter Hydranth mehrere oder viele Geschlechtsindividuen oder Gonophoren durch Knospung hervorbringt. Ein solcher Hydranth heisst Blastostyl, kann auch ohne Gonangium vorkommen (bei den gymnoblastischen Hydroiden) und kommt dort in allen Uebergängen von Geschlechtsindividuen tragenden Hydranthen bis zum mund- und tentakellosen eigentlichen Blastostyl vor.

Der Ausdruck „Gonophor" bedarf einer etwas genaueren Besprechung. *Allman* hat ihn definirt als „the ultimate generative zooid which gives origin directly to the generation elements, ova or spermatozoa". Da wir jetzt wissen, dass bei den coenogonen Arten die Geschlechtszellen nicht in Gonophoren, sondern im Coenosarc, d. h. dem gemeinsamen Parenchym des Stockes entstehen, so würde diese Definition dahin abzuändern sein, dass man unter Gonophoren diejenigen Individuen des Stockes versteht, in welchen die Geschlechtszellen ihre Reife erlangen. Indessen umfasst *Allman* mit diesem Wort nicht nur die sessilen Geschlechtskapseln, sondern auch die sich lösenden, die Medusen, die Letzteren nennt er phanerocodonische, die Ersteren adelocodonische Gonophoren. Die Bezeichnungen beziehen sich auf den Ausbildungsgrad der Medusenglocke, adelocodonisch (von ὁ κώδων die Glocke) nennt *Allman* ein Gonophor „when no developed umbrella is present". Für solche „sack-shaped gonophore destitute of obvious umbrella" hat er aber ausserdem noch die Bezeichnung „Sporosac", so dass also adelocodonisches Gonophor und Sporosac Synonyme sind. Ich gestehe, nicht recht einzusehen, wozu es der schwerfälligen ersten Bezeichnung bedarf, und da es ausserdem ziemlich willkürlich ist, wo man die Grenze ziehen will, oberhalb deren die „umbrella obvious"

1) „De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire" Bruxelles 1874, p. 26.
2) „Oceanic Hydrozoa" 1859.
3) „Tubularian Hydroids" 1871.

wird, so würde ich vorschlagen die Bezeichnungen adelocodonisch und phanerocodonisch ganz fallen zu lassen und statt dessen medusoides Gonophor und Meduse zu sagen, ohne damit den Gebrauch des Wortes Gonophor im allgemeinen Sinn, als beide Formen umfassend aufzugeben. Man bedarf einer solchen allgemeinen Bezeichnung schon deshalb, weil die Grenze zwischen Meduse und Gonophor sensu strictiori häufig sehr verwischt erscheint (viele Siphonophoren, Pennaria). Ich werde also Gonophor im allgemeinen Sinn, wie *Allman* gebrauchen, nämlich für alle diejenigen Individuen, welche Eier oder Samen in sich zur Reife bringen [1]). Allein eine weitere Unterscheidung wird sich im Laufe der Untersuchung als Bedürfniss herausstellen, nämlich zwischen solchen Gonophoren, welche irgend einen Grad medusoiden Baues an sich tragen und solchen, welche nur ein einfaches Ektoderm und Entoderm, welche also diejenige Structur besitzen, die *Allman* für seine „Sporosacs" voraussetzte. Seine Darstellung ist oft missverstanden und für richtiger gehalten worden, als sie ist. Man vergleiche die beiden Figuren auf seinem Holzschnitt 13 (p. 39), ein Schema seiner beiden Gonophoren-Arten. An der Wand des „adelocodonischen Gonophor's" oder „Sporosac" unterscheidet er allerdings „three laminae", nämlich eine Ectotheca, Mesotheka und Endotheca, dieselben entsprechen aber keineswegs den thatsächlich vorhandenen drei Schichten der Medusenglocke, der äussern und innern Ektodermlage und der von ihnen eingeschlossenen Entodermlamelle, sondern nur die Mesotheca allein entspricht, wie *Allman* auch ausdrücklich sagt der ganzen Glockenwand. Was er Ectotheca nennt ist eigentlich kein Theil der Gonophoren-Wand, sondern nur die gemeinsame Hülle der Gonophoren, die auch die daneben stehende Meduse umhüllt und bei der Reife abgeworfen wird, und was *Allman* Endotheca nennt ist nichts Anderes, als das Ektoderm des Manubrium's oder Magenstiels. *Allman* hat also hier das gegenüber so grossen Verdiensten höchst entschuldbare Versehen begangen, eine Hüllmembran mit zu den Schichten der Wandung zu zählen, die eigentliche Wandung aber für einfacher zu halten, als sie ist, denn seine „Mesotheca" ist eben aus drei Schichten gebildet.

Fig. 1.



Schema einer Meduse. *Man* Manubrium, *sp* Spadix = Entoderm des Manubrium's, *ekt* umbrellare Ektodermschicht der Glocke, *entl* Entodermlamelle resp. Radiärkanäle, *ekt'* subumbrellare Ektodermschicht der Glocke, *ekt''* Ektoderm des Manubrium's, *v* Velum, *tent* Tentakel.

Ich werde nun alle Gonophoren, bei welchen diese drei Schichten, sei es auch noch so rudimentär zur Entwicklung kommen als medusoide Gonophoren oder auch schlechtweg als Gonophoren bezeichnen, für diejenigen Geschlechtskapseln aber, welche keine Spur davon erkennen lassen, sondern nur aus einfacher Ektoderm- und Entodermschicht bestehen den *Allman*'schen Namen „Sporosac" reserviren, den ich mir nur erlaube in die für den deutschen Sprachgenius handlichere Form der „Sporophoren" zu bringen (siehe Holzschnitt Fig. 7, *Sph*). Ich ziehe diese rein morphologische Definition des Sporophor's als eines doppelwandigen Blindsacks einer entwicklungsgeschichtlichen deshalb vor, weil man sonst die Namen nur nach Feststellung der Entwicklungsgeschichte anwenden könnte, und weil diese zur Zeit nur von den wenigsten bekannt ist.

1) Man könnte mir hier einwerfen, dass es sehr ungeeignet sei, einen Namen in zweierlei Sinn, in einem weiteren und einem engeren zu gebrauchen, allein dieser Gebrauch besteht bereits und „Gonophor" ist ein viel zu bequemes Wort, als dass es sich wieder verbannen oder nur auf den allgemeinen Begriff beschränken liesse. Verwechslungen werden auch selten möglich sein und wo sie befürchtet werden, kann man durch den Zusatz „medusoides" Gonophor jeden Zweifel beseitigen; dies ist jedenfalls dem „adelokodonischen" Gonophor vorzuziehen.

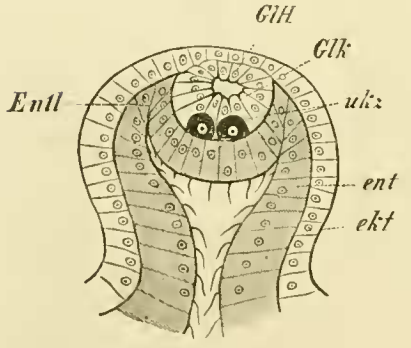
Die Bezeichnung „Manubrium“ für den sog. „Magenstiel“ der Meduse oder die entsprechenden Theile des Gonophor's behalte ich ebenso bei, wie die Bezeichnung „Spadix“ für den innersten, schlauchförmigen Theil des Entoderm's eines Gonophor's oder Sporophor's (siehe Holzschnitt Fig. 1). Es wird vielleicht in späterer Zeit passend erscheinen, die Bezeichnung mehr zu beschränken und etwa nur den Entodermschlauch des medusoiden Gonophor's als Spadix zu bezeichnen, oder auch nur denjenigen des Sporophor's. Für jetzt aber wäre eine solche Specialisirung verfrüht. — Dagegen aber darf jedenfalls nicht der Entodermschlauch einer jeden jungen Gonophoren-Knospe schon als Spadix bezeichnet werden; der Spadix entwickelt sich vielmehr erst aus jenem dadurch, dass das Gewölbe des jungen Entoderm-Schlauchs oder die „Entoderm-Kuppe“ ihrerseits zu einem fingerhutförmigen Schlauch auswächst. Dies ist nicht etwa eine willkürliche Haarspalterei, sondern begründet einen tiefgreifenden Unterschied. Ein Spadix kann an dem Gonophor erst dann entstehen, wenn der Glockenkern hereingewachsen und eine Entodermlamelle angelegt ist, denn der Spadix des medusoiden Gonophor's beginnt erst am Ursprung der Entoderm-Lamelle, während der primäre Entodermschlauch dort endet. Letzterer liegt proximalwärts, Ersterer distalwärts vom Ursprung der Entoderm-Lamelle. Dies ist bisher sehr allgemein übersehen worden, hat aber für das Verständniss gewisser Wanderungen der Keimzellen eine grosse Bedeutung. Beim Sporophor freilich wird man vom „Spadix“ überall da sprechen, wo der Entodermschlauch eine gewisse Selbstständigkeit besitzt, so bei Eudendrium und Aglaophenia, ohne dass sich eine scharfe Grenze zwischen dem primären Entodermschlauch der Sporophoren-Knospe und dem „Spadix“ des ausgebildeten Sporophor's ziehen liesse.

Anstatt des schwerfälligen Wortes „Geschlechtsorgane“ werde ich mich häufig des *Häckel*'schen Ausdrucks „Gonaden“ bedienen, und dem Ovarium das Spermarium gegenüberstellen, wie dies *Huxley* [1]) schon 1859 und neuerdings auch *Häckel* gethan hat.

Unter Keimzone verstehe ich diejenige Gegend eines Stöckchens oder Individuums, in welcher die Keim- oder Geschlechtszellen sich differenziren, unter Keimstätte aber diejenige — ektodermale oder entodermale — Körperschicht, in welcher dies geschieht.

Als Entocodon (ἐντος-κώδων) oder Glockenkern bezeichne ich jenes wichtige Embryonalorgan, durch dessen Vermittlung die einfach blindsackförmige Knospe zur Meduse umgewandelt wird, jene schon von so vielen Autoren gesehene und unter verschiedenen Bezeichnungen beschriebene Wucherung des Ektoderms in der Spitze der Knospe, welche den Entodermschlauch eindrückt und so zur Bildung einer becher- oder kelchförmigen hohlen Entoderm-Duplikatur Anlass gibt, aus welcher die Entodermlage der Medusenglocke hervorgeht. Es ist durchaus nöthig, dafür eine bestimmte, einfache und unzweideutige Bezeichnung zu haben [2]).

Fig. 2.



Schema einer Medusenknospe oder einer medusoiden Gonophoren-Knospe. *Glk* Glockenkern, *GlH* Anlage der Glockenhöhle, *Entl* primäre Entoderm-Lamelle.

Den durch den Glockenkern erzeugten Entodermkelch bezeichne ich als „primäre Entodermlamelle“ oder auch schlechthin als Entodermlamelle. Es lag nahe, dafür eine besondre Bezeich-

1) Oceanic Hydrozoa, p. 16.

2) Ich würde die von *Claus* gebrauchte Bezeichnung „Knospenkern“ beibehalten haben, wenn nicht ihre Zusammensetzung aus zwei mehrdeutigen und grade bei Hydromedusen häufig in verschiednem Sinn gebrauchten Worten eine wenigstens theilweise Aenderung wünschenswerth gemacht hätte. Ohnehin handelte es sich auch zugleich um Bildung eines internationalen Ausdrucks.

nung zu wählen, da zwar die definitive Entodermlamelle der Medusenglocke aus jener „primären" direkt hervorgeht, aber doch nicht identisch mit ihr ist. Bei wirklichen Medusen verwachsen die beiden Blätter, das „orale" und „aborale", des hohlen Entodermkelchs in den Interradien und nur diese Verwachsungsstellen, die freilich sehr ausgedehnt sein können, wurden von *Claus* und den Brüdern *Hertwig* als „Gefässplatte" oder „Entodermlamelle" bezeichnet, während die offen bleibenden Theile die Radiärkanäle der Glocke sind. Die „primäre Entodermlamelle" differenzirt sich also in die Radiärkanäle und die „sekundäre Entodermlamelle". Bei den Gonophoren fallen nun aber die Radiärkanäle mehr oder weniger vollständig weg und wenn Letzteres der Fall ist, verwandelt sich der ganze hohle Entodermkelch im Laufe des Wachsthums in eine einschichtige, solide Lamelle. Hier tritt also keine Differenzirung ein, sondern dasselbe Gebilde verliert nur bei immer stärkerer Ausdehnung durch das Wachsthum sein Lumen und verdünnt sich mehr und mehr. Aus diesem und noch aus einem mehr praktischen Grund habe ich das naheliegende Wort „Entodermkelch" nicht als Terminus technicus angewandt, ohne jedoch Jemand davon abhalten zu wollen. Es lässt sich nämlich häufig nicht sagen, ob eine bestimmte junge Medusenknospe, von der man blos den Längsschnitt vor sich hat, noch die primäre Entodermlamelle besitzt, oder ob schon die Differenzirung in Radiärkanäle und sekundäre Entodermlamelle eingetreten ist. Um dies zu entscheiden, bedarf man eines Querschnitts.

Schliesslich erwähne ich noch den Ausdruck „Hydranthenstiel" oder „Hydrocope" (von ἡ κώπη, der Handgriff, Stiel), den ich deshalb bilden musste, weil der Hydranth oder Polyp offenbar nicht blos aus dem Theil besteht, der den Magenraum enthält, die Tentakel und den Rüssel trägt, sondern weil ein stielförmiger Theil vorhanden ist, der sich mehr oder weniger scharf von jenem absetzt. Dies ist in vielen Fällen auch schon längst anerkannt, nämlich bei allen Arten, deren Hydranthen einzeln von einem Wurzelgeflecht entspringen wie z. B. bei Tubularia, oder die überhaupt Einzelthiere bleiben, wie Corymorpha und Hydra fusca[1]). Für solche Fälle hat auch *Allman* bereits den Ausdruck „Hydrocaulus" geschaffen, leider aber bezeichnet er damit bei den baumförmigen Kolonien nicht nur den zum Hydranthen gehörigen, stengelartigen Theil, sondern ganz allgemein alle Theile der Kolonie, welche zwischen Wurzelausläufern und Hydranthen liegen. Unter dem Wort „Hydranthen" aber begreift er nicht in allen Fällen den Stiel mit ein, sondern er definirt ihn als „the proper nutritive zooid or that part of it which carries the mouth and proper digestive cavity" (a. a. O. XIV). Hier waltet also eine kleine Unklarheit, denn entweder versteht man unter „Hydranth" den Nährpolypen oder nur denjenigen Theil desselben, der Mund und Tentakel trägt. Ich glaube nun im Sinne *Allman's* zu handeln, wenn ich vorschlage, den ganzen Nährpolypen als Hydranthen zu bezeichnen und den Theil desselben, der „Mund und Magen" trägt als „Köpfchen" Hydrocephalis (ἡ κεφαλίς = das Köpfchen) vom Stiel (Hydrocope) zu unterscheiden. Stiel und Köpfchen gehen gemeinschaftlich aus ein und derselben Knospe hervor[2]), und darin liegt wohl ein hinreichender Beweis für ihre Zusammengehörigkeit und Einheit, die für die Hydroiden mit baumförmig verästelten Stöckchen bisher — ich will nicht sagen verkannt, aber doch sicher nicht entsprechend gewürdigt worden ist[3]). Selbst so ausgezeichnete Beobachter, wie *F. E. Schulze*[4]) sprechen bei einem solchen

1) Bei Hydra fusca ist ein dünner, stielartiger Theil bekanntlich schärfer ausgeprägt als bei den andern Hydra-Arten.

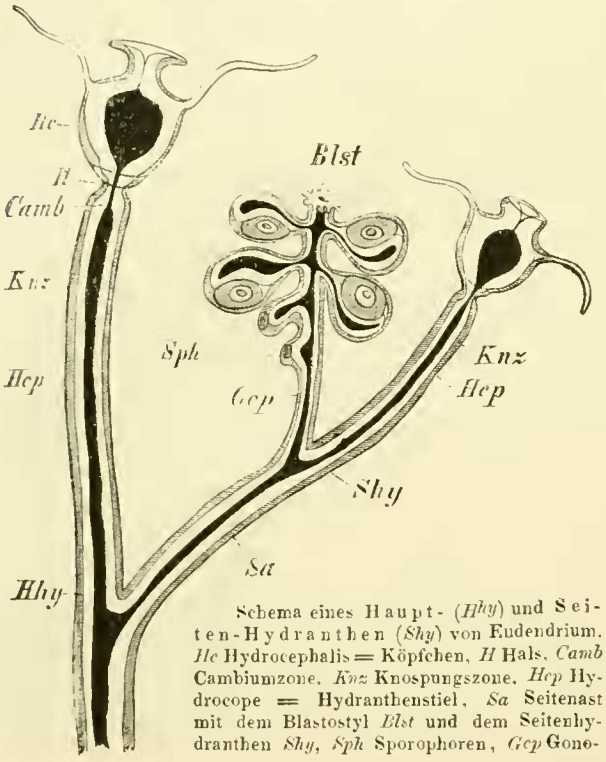
2) Siehe die Darstellung der Entwicklung einer Hydranthenknospe im speciellen Theil bei Eudendrium racemosum; vergleiche auch Taf. IV, Fig. 2, *Hy*.

3) Es ist mir ganz wohl bekannt, dass auch schon oft vom „Stiel" der „Polypen" gesprochen worden ist, aber ohne dass damit ein bestimmter morphologischer Begriff verbunden wurde. So z. B. *Bronn* in Bd. I seiner „Klassen, und Ordnungen des Thierreichs", wo er zwar sagt, dass die Polypen häufig mittelst eines Stieles angewachsen wären, dann aber doch wieder vom „eigentlichen Polypen" spricht, zu dem dann der Stiel nicht gerechnet wird.

4) „Cordylophora" p. 5.

Stöckchen nicht von einem Stiel des Hydranthen oder „Polypoids", sondern nur von „Seitenästen", aus deren „letzten Enden" die Polypoide ohne scharf abgesetzte Grenze hervorgehen". Diese „Seitenäste" entstehen aber immer aus Hydranthenstielen und bleiben es auch in ihrem oberen Theil während der ganzen Dauer des Wachsthums. Dieser sogleich noch näher zu definirende obere Theil entspricht ohne alle Frage dem von *Allman* als Hydrocaulus bezeichneten Theil einer Tubularia nicht aber das ganze System von Aesten und Zweigen der baumförmigen Kolonie. Es fehlt also hier an einem Wort, weil es bisher an dem scharf formulirten Begriff fehlte. Dieser ist nun aber nicht ohne Bedeutung, denn die ganze Knospungsfolge, aus welcher ein Hydroidstöckchen hervorgeht, ist nicht zu verstehen, wenn man nicht den Stiel als einen integrirenden Theil des Hydranthen erkannt hat; denn an ihm und nur an ihm bei dendritisch verästelten Kolonien liegt die Knospungszone, jene Stelle, an welcher ein neues Individuum sich bilden kann. Was bei einem noch jungen Hydranthen als Stiel zu bezeichnen ist, versteht sich nach dem Gesagten von selbst, zweifelhaft wird es erst, wenn dieser Hydranth selbst wieder neue Hydranthen durch Knospung hervorbringt. Sobald eine Seitenknospe hervorwächst, ist das Stück der Hydrocope, welches proximalwärts vom Knospungspunkt liegt, beiden Hydranthen gemeinsam und kann nun füglich als Seitenast bezeichnet werden, von welchem zwei Hydranthen entspringen, das distale Stück aber bildet dann allein noch den Stiel des ersten Hydranthen. Es erfolgt also gewissermassen die Abgliederung eines neuen Individuums, des Zweigstücks durch unvollkommene Quertheilung. Bei vielen Arten von Tubulariden gibt sich dies äusserlich wenig zu erkennen, so gerade bei Cordylophora, bei andern aber, z. B. bei Eudendrium, und noch viel deutlicher bei den Campanulariden drückt sich die Abgliederung durch eine Ringelung des neuen Basalstücks aus. Bei älteren Hydranthen wird also der Stiel oder die Hydrocope von der Abzweigungsstelle des vorhergehenden Hydranthenstiels an zu rechnen sein. Alle Ast- und Stammstücke sind ursprünglich einmal Hydrocopen gewesen und haben sich erst im Laufe des weitern Wachsthums als proximale Hälfte der betreffenden Hydrocope mehr oder weniger scharf abgegliedert.

Fig. 3.



Schema eines Haupt- (*Hhy*) und Seiten-Hydranthen (*Shy*) von Eudendrium. *Hc* Hydrocephalis = Köpfchen, *H* Hals, *Camb* Cambiumzone, *Knz* Knospungszone, *Hcp* Hydrocope = Hydranthenstiel, *Sa* Seitenast mit dem Blastostyl *Blst* und dem Seitenhydranthen *Shy*, *Sph* Sporophoren, *Gcp* Gonocope.

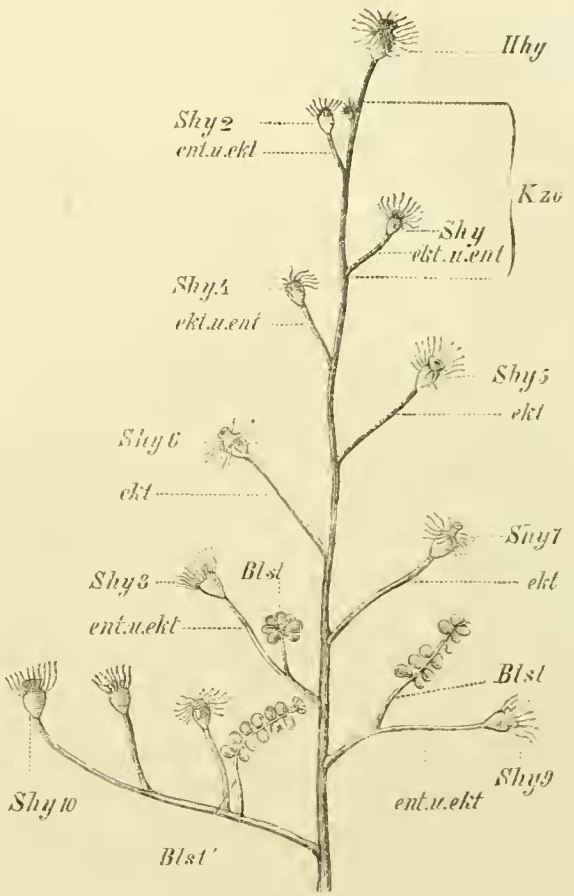
Dies gilt nicht blos für Campanulariden, sondern ebensowohl auch für Plumulariden und Sertulariden, bei welchen nur der Charakter der „Glieder" des Stammes und der Aeste als Hydranthenstiele häufig dadurch verdeckt wird, dass der Stiel sehr kurz ist. Indem nun dicht am Köpfchen eine neue Knospe entsteht und über dasselbe hinauswächst, scheint dieses dem betreffenden Glied seitlich anzusitzen und das Glied scheint deshalb kein Stiel sein zu können, da einem solchen das Köpfchen terminal aufsitzen müsste. In Wahrheit aber ist ein jedes Glied keine morphologische Einheit, sondern zusammengesetzt mindestens aus zwei Einheiten, dem Stiel a, der das Köpfchen trägt und dem Stiel b, der der folgenden Hydranthenknospe entspricht. Oft ist aber ein solches Glied ein ganz zusammengesetztes Ding, indem (bei den Plumulariden) noch andere Individualitäten in die Bildung desselben eingehen: die Nematophoren, die ursprünglich aus Hydranthen hervorgegangen sein müssen und also

ursprünglich jedenfalls auch einen Stiel gehabt haben. Gegen diese Auffassung kann nicht geltend gemacht werden, dass bei Plumulariden nicht selten bestimmte Glieder der Aeste oder, wie *Kirchenpauer*[1]) sie passend benannt hat, der Hydrocladien, gar keine Hydranthenköpfchen tragen, denn es ändert Nichts an der ursprünglichen Bedeutung eines Organs oder Individuums, wenn dasselbe im Laufe der phyletischen Entwicklung reducirt wird, in diesem Falle also, wenn das Köpfchen nicht mehr zur Entfaltung kommt, sondern nur noch der Stiel. Es soll auch nicht bestritten werden, dass auf diesem und dem vorher angedeuteten Wege der Verschmelzung mehrerer Hydrocopen oder Hydranthenstiele bei den am weitesten abgeänderten Formen, den Plumulariden, neue, sekundäre Individualitäten des Stockes erzeugt worden sind, die man ganz wohl als „Glieder" bezeichnen kann und die nun auch in der Ontogenese von vornherein einheitlich angelegt werden.

Dem Hydranthenstiel, der Hydrocope, wird man passend den Stiel des Blastostyls als Gonocope gegenüberstellen. Ausser dem Stiel und dem Köpfchen unterscheide ich am Hydranthen noch als Hals die nicht überall vorhandene Einschnürung zwischen Beiden.

Noch ein Punkt von morphologischer Bedeutung möge hier kurz berührt werden. Ich werde bei Tubulariden öfters unter den Hydranthen eines Stockes Haupt- und Seitenhydranthen unterscheiden. Diesen Unterschied habe ich nirgends hervorgehoben gefunden und doch involvirt er eine tiefgreifende Verschiedenheit in den Wachsthumsgesetzen der Tubularinen und Campanularinen. Bei Letzteren kommt er nämlich überhaupt nicht vor, bei Campanulariden und Sertulariden gibt es keine Haupthydranthen, wenn man darunter diejenigen Individuen begreift, welche sich bleibend an der Spitze des Stammes oder der Aeste befinden unter fortdauernder Hervorbringung seitlicher Hydranthenknospen. Bei baumförmig verzweigten Tubularinenstöckchen bleibt der erste, aus dem Ei entstandene Hydranth für immer an der Spitze des Stammes, er treibt an seinem Stiel zwar nach rechts und links neue Hydranthen hervor, aber dieselben überflügeln ihn nie im Wachsthum. Ganz ebenso verhält es sich bei den Nebenästen, welche sich aus den erwähnten Seitenknospen entwickeln. Auch hier bleibt der zuerst entstandene Seitenhydranth an der Spitze des Astes, indem er immer nur Seitenknospen hervortreibt, sei es alternirend nach beiden Seiten (Cordylophora), oder blos einseitig (Pennaria). Ein Seitenhydranth kann also dadurch, dass er selbst wieder Seitenhydranthen zweiter Ordnung treibt, zum Haupthydranthen werden. Das Hervorbringen immer neuer Knospen beruht darauf, dass der betreffende Hydranth, nachdem er an seiner am Stiel gelegenen Knospungszone eine Knospe hervorgetrieben hat, sofort unter gleichzeitiger Streckung des Stiels in die Länge eine neue Knospungszone

Fig. 4.



Spitze des Stammes von Eudendrium racemosum (nicht schematisirt) mit dem Haupthydranthen (*Hhy*) und 10 Seitenhydranthen (*Shy* 1—10); *Blst* Blastostyle mit weiblichen Gonophoren oder Eiern.

1) „Ueber die Hydroidfamilie Plumularidae", Hamburg 1876.

oberhalb der alten bildet. Von dieser entspringt dann ein zweiter Seitenhydranth, während sich über ihm bald wieder eine dritte Knospungszone bildet. Die Unterscheidung zwischen Haupt- und Seitenhydranthen ist nicht nur deshalb nöthig, weil Beide sich zuweilen durch Grösse, sondern vor Allem, weil sie sich in Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse wesentlich unterscheiden; Haupthydranthen sind sexuell steril, nur Seitenhydranthen produciren Gonophoren.

Bei den Thecaphoren gibt es keine Haupthydranthen, weil das Wachsthum nach ganz andern Knospungsgesetzen vor sich geht. Nachdem ein Hydranth eine Knospe hervorgebracht hat, wächst sein Stiel nicht in die Länge und bildet eine neue Knospungszone, sondern er bleibt unverändert und nur der Tochterhydranth, der ihm zugleich über den Kopf wächst, producirt eine Knospe. In dieser Weise geht es weiter, jeder folgende Hydranth überwächst den vorhergehenden und das Wachsthum des Stockes beruht nicht auf einem Haupthydranthen, der unablässig Seitenhydranthen von seinem Stiel neu hervortreibt, sondern darauf, dass jeder neu entstandene Hydranth zunächst nur eine Hydranthenknospe hervorbringt, die nun wieder eine solche producirt u. s. w. Es ist damit nicht gesagt, dass jeder Hydranth überhaupt nur eine Knospe hervorbringen könnte, vielmehr beruht die Verästelung der Stöcke, da wo sie besteht, eben darauf, dass manche Hydranthen noch eine zweite Knospe von derselben ersten Knospenzone aus hervorbringen und zwar gegenüber der ersten und dass diese die Grundlage einer selbstständigen Serie von solchen alternirenden Knospungsprocessen wird.

Der wesentlichste Unterschied in dem Wachsthum dendritischer Stöcke bei Tubularinen und Campanularinen besteht also darin, dass bei den Tubularinen mindestens der erste Hydranth des Stockes ein — so zu sagen — unbegrenztes Knospungsvermögen besitzt, das Vermögen, an seinem Stiel stets wieder von Neuem eine Knospungszone hervorzubringen, dass meist aber auch die sekundären Hydranthen und nicht selten auch tertiäre und quaternäre dieses Vermögen, wenn auch in geringerem Grade besitzen, während bei den Campanularinen jeder Hydranth stets nur eine einzige Knospungszone hervorbringt, von welcher höchstens zwei, häufig aber auch nur eine Knospe entspringt. Man könnte sagen, dass das Wachsthum der Campanularinen oder Thecaphoren auf beschränkter, das der Tubularinen auf unbeschränkter Knospung der Hydranthen beruhe, oder auch die Knospung der Thecaphoren als terminale bezeichnen, die der Athecaten als subterminale, nur müsste man diese Ausdrücke nicht auf die Knospungsstelle, sondern auf die Stellung des fertigen Tochterpolypen beziehen. Bei Ersteren bildet jeder neue Hydranth die Spitze des Stammes oder Astes, an dem er entsteht, diese Spitze wird also fortwährend neu gebildet und zwar von den jüngsten Hydranthen; bei den Tubularinen dagegen entstehen neue Hydranthen immer nur unmittelbar unter der Spitze, diese selbst aber wird von den ältesten Hydranthen dauernd eingenommen.

III. Specieller Theil.

1. Clava squamata. *O. F. Müller.*

Die Exemplare von Clava squamata, welche mir zur Untersuchung dienten, stammen von der Küste der Bretagne bei le Croisic, wo sie auf Fucus serratus vorkommen, der dort mit andern braunen Tangen zusammen die weiten Felsstrecken der Ebbe-Region bedeckt. An den tiefer liegenden Rinnen und in den Ebbetümpeln sind diese Tange stellenweise mit zahlreichen Kolonien von Clava besetzt. Die Art wurde sowohl in frischem Zustand als auf Zupf- und Schnittpräparaten untersucht. Ihr Bau ist im Allgemeinen bekannt und ich beschränke mich in dieser Beziehung darauf, kurz daran zu erinnern, dass die eingeschlechtlichen Kolonien nur aus weichen, keulenförmigen Hydranthen bestehen, welche sich nicht verzweigen, sondern nur durch ein Wurzelgeflecht zusammenhängen, von welchem sie dichtgedrängt entspringen. Sie bilden auf diese Weise kleine und grössere Büschel, wie sie von *Allman* sehr naturgetreu abgebildet worden sind. Die dicken, birnförmigen, beinahe kugeligen Gonophoren entspringen niemals an besondern Blastostylen, sondern am Stiel der Hydranthen, nicht weit unterhalb der untersten Tentakel. Sie sitzen oft in grosser Zahl beisammen und bilden dann einen oder mehrere dicke Klumpen, deren jeder — wie *Allman* schon richtig angibt — von einem ganz kurzen Stiel entspringt.

Die Gonophoren werden von *Allman* als „fixed sporosacs" bezeichnet, aber nicht näher beschrieben. Sie sollen im weiblichen Geschlecht in der Regel nur ein Ei enthalten, ausnahmsweise auch zwei. Ich fand umgekehrt an meinen Clava-Stöckchen stets zwei Eier in den Gonophoren und nur selten blos ein einziges, und zwar blos dann, wenn ein Gonophor stark von seinen Nachbarn gedrückt und zusammengepresst war. Der Bau des Gonophors, die Gestalt des Spadix ist auf zwei Eier berechnet, und ich muss glauben, dass hier ein Irrthum des sonst so genauen Beobachters obwaltet.

Ueber die Herkunft der Geschlechtszellen lag bisher — soviel mir bekannt — nur die kurze Aeusserung von *Ed. van Beneden*[1]) vor, er habe sich überzeugt, dass „chez les Hydractinies, chez les Clava et chez les Méduses des Campanulaires les oeufs prennent naissance dans l'entoderme."

I. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Die jüngsten Gonophorenknospen, welche mir vorkamen, zeigten bereits an ihrer Spitze eine Wucherung des Ektoderms, in Gestalt einer zweiten, tiefer liegenden Schicht grösserer Zellen (Taf. V,

1) „De la distinction originelle du Testicule et de l'ovaire". Bruxelles 1874, p. 14.

Fig. 8, *GIK*). Dies konnte schon an lebenden Knospen gesehen werden, in deren Innerem eine lebhafte Strömung rothbrauner Körnchen stattfand. Diese tiefe Zellenlage wächst dann ganz so, wie der Glockenkern einer Medusenknospe in das Entoderm hinein und zwar kann man hier von einer förmlichen Einstülpung reden, da gleich Anfangs schon ein Hohlraum (Fig. 8, *GIII*) unter der oberflächlichen Ektodermschicht auftritt.

Bei weiterem Wachsthum zieht sich diese Höhle in die Breite und schliesst sich gegen das übrige Ektoderm hin, während sie zugleich von der Entoderm-Lamelle überwachsen wird. In diesem Stadium, wie es durch den Längsschnitt Fig. 9 dargestellt wird, besteht also bereits die Glockenhöhle (*GIII*), sowie die Glockenwand der Meduse, wenn auch in sehr reducirter Form, so doch in allen ihren Haupttheilen. Zu dieser Zeit erhebt sich auch bereits der Entodermschlauch zu einem kurzen Spadix (*sp*) und wird von einer ziemlich mächtigen Lage grösserer Zellen bedeckt, welche die Hodenanlage (*Ho*) darstellen und welche ihrerseits wieder durch eine sehr dünne Lage kleiner, flacher Epithelzellen (*ekt''*) gegen die Glockenhöhle hin gedeckt ist.

Beim weiteren Wachsthum der Hodenmasse lagert sie sich in Gestalt einer dicken, kurzen Wurst quer über den niedrigen Spadix (Fig. 10). Die Medusenähnlichkeit verschwindet dabei vollständig, und man glaubt ein einfaches Sporophor vor sich zu haben, einen doppelwandigen Sack mit Hodenmasse gefüllt. Allein auch jetzt lässt sich die Entodermlamelle nachweisen, wie sie an der Basis des Spermarium entspringt (*entl*) und rund um dieselbe herumläuft. Weniger leicht ist es, die beiden Epithellamellen des Glockenkerns zu erkennen, doch gelingt auch dies bei günstiger Lagerung zuweilen schon am lebenden Gonophor. Während nämlich auf der einen Fläche die Hodenmasse der rechten und der linken Seite durch eine breite Querbrücke verbunden werden, sind dieselben auf der andern getrennt und an dieser Stelle senkt sich ein Zapfen lockeren Zellengewebes bis auf den Spadix herab. Dies ist der Ektodermüberzug des Spadix, der eben durch den Besitz desselben zum Manubrium wird und über denselben weg schlägt sich eine an dieser Stelle dicke Lage cylindrischer Zellen, der Rest des Ektoderm-Epithels der Glockenhöhle. Zwischen beiden würde also die Glockenhöhle selbst liegen, die aber nur virtuell vorhanden ist, denn die beiden Epithelschichten liegen dicht aufeinander. Später werden dieselben so dünn, dass sie höchstens stellenweise noch voneinander zu erkennen sind und auch die Entodermlamelle lässt sich nur noch durch ihren Ursprung vom Grund des Spadix als solche nachweisen.

Zu dieser Zeit besitzen die Hoden eine ziegelrothe Färbung, die sie bis kurz vor der Reife behalten. Dann werden sie grau bis schwarz bei durchfallendem, weisslich bei auffallendem Licht. Diese jetzt eintretende Undurchsichtigkeit rührt wahrscheinlich von der Umwandlung der Samenbildner in Samenfäden her, deren Köpfchen stark lichtbrechend ist. Die reifen Spermatozoen lassen schon bei 390facher Vergrösserung den langen und feinen Schwanz erkennen (Fig. 12, *C*). Die histologischen Einzelheiten der Samenbildung wurden nicht genau verfolgt, doch sind einige Stadien derselben in der Fig. 12 *A* u. *B* dargestellt. Wie überall bei den Hydroiden werden die Samenbildner, indem sie sich kolossal vermehren, kleiner und kleiner, und schliesslich findet man ungeheure Mengen strahlig angeordneter und kettenförmig aneinanderhängender kleinster Zellchen, deren jede dann direkt zum Samenfaden auswächst.

Besonders bemerkenswerth und wohl noch bei keinem Coelenteraten beobachtet ist die Anwesenheit von Nesselkapseln mitten im Hoden. Dieselben treten schon früh auf, wenn das Gonophor noch nicht mehr als 0,014 Mm. Durchmesser hat und liegen zerstreut durch das ganze Organ hindurch, direkt zwischen den Samenbildnern (Fig. 10, *kn*). Ihre Zahl vermehrt sich, während

das Gonophor heranwächst (Fig. 11) und zuletzt mögen ihrer wohl weit über Hundert sein. In Grösse und Gestalt gleichen sie ganz den kleinen, länglichen Nesselkapseln der äussern Ektodermschicht des Gonophors (Fig. 12, *A*, *kn*). In völlig reifen Gonophoren konnte ich sie nicht mehr finden. Die Annahme, dass sie zum Schutz des sich entwickelnden Hodens dienen, liegt nahe, setzt aber einen grade diese Art bedrohenden Feind voraus, da man andernfalls erwarten müsste, Nesselzellen im Hoden vieler Hydroiden zu finden. Bei Besprechung der weiblichen Geschlechtsorgane werde ich eines Pilzes zu gedenken haben, der speciell die Eizellen von Clava angreift, sich in sie einbohrt, auf ihre Kosten wächst und sich fortpflanzt und natürlich die Eizellen dabei zerstört. Niemals fand ich diesen Pilz in den Hoden und es scheint nicht unmöglich, dass die Nesselzellen sein Eindringen vereiteln, während zugleich die einzellige Natur des Eies eine Erzeugung von Nesselkapseln in ihrem Innern ausschliesst, das Fehlen der schützenden Nesselkapseln in dem Inhalt des weiblichen Gonophors sich also sehr wohl verstehen lässt.

Ich machte auch den Versuch, männliche Stöcke von Clava mit dem Parasiten zu inficiren, indem ich sie dicht neben einen weiblichen brachte, der von dem Pilz ergriffen war. Der Erfolg war ein negativer, die männlichen Stöckchen blieben intact, während ein vorher intacter weiblicher Stock in demselben Aquarium und in derselben Zeit von dem Parasiten ergriffen wurde.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die Eizellen entstehen nicht, wie die Samenbildner, aus Zellen des Glockenkerns, sondern sie bilden sich im Entoderm und zwar aus Zellen, welche unmittelbar auf der Stützmembran sitzen, eingekeilt zwischen den Epithelzellen (Taf. V, Fig. 4, *eiz*). Diese Keimzellen finden sich nur an denjenigen Stellen des Entoderms, an welchen die Gonophorenbüschel entspringen, an allen andern Stellen ist das Entoderm einschichtig. Welcher Abkunft sie sind, woher sie kommen, lässt sich durch Beobachtung nicht sicher entscheiden. Sie gleichen den Entodermzellen sehr wenig, haben eine rundliche, gegen die Stützlamelle hin abgeflachte und ausgebreitete Gestalt und besitzen einen Kern, der auch in den kleineren von ihnen sich durch seine kuglige Form von dem ovalen Kern der Entodermzellen unterscheidet. Dagegen stimmt er mit dem Kern mancher Ektodermzellen entschieden überein. Eine Vermehrung dieser Keimzellen im Entoderm habe ich nicht beobachten können, wie ich sie überhaupt nie in grosser Anzahl antraf. In Fig. 4 ist nicht blos die mit *eiz* bezeichnete Zelle eine noch nicht zur Eizelle differenzirte Keimzelle, sondern auch die benachbarten, direkt auf der Stützlamelle sitzenden Zellen, z. B. die mit *ent* bezeichnete und ihre Nachbarinnen. In der knospenförmigen Vorwölbung des Entoderms bilden sie einen förmlichen Mantel um die eigentlichen Entodermzellen und unterscheiden sich von diesen auf dem Präparat deutlich von den Epithelzellen. Sie liegen nicht eigentlich in der Wand des Hydranthen selbst, sondern in dem Stamm des Gonophorenbüschels, oder doch unmittelbar an dessen Ursprung. Uebrigens ist dieser Stamm keine ursprüngliche Bildung, sondern eine sekundäre, dadurch hervorgerufen, dass zuerst ein oder zwei Gonophoren von gemeinsamer Basis sich ausstülpen und dann immer zahlreichere neue Ausstülpungen von derselben Stelle der Hydranthenwandung aus erfolgen, so dass diese sich vorwölben muss und so eine Art von kurzem Stamm darstellt, der sich im Laufe des weiteren Wachsthums dann noch vergrössert und in Seitenäste spaltet. Das ganze Stammgebilde ist aber auch dann noch so kurz, dass es vollständig von der Gonophorentraube verdeckt wird und nur auf Schnitten gut zu erkennen ist.

Man könnte vermuthen, dass die Keimzellen aus Theilungen von Entodermzellen abzuleiten seien. Allerdings befinden sich die Entodermzellen der Stammausstülpung oder Keimzone in Vermehrung, aber ihre Theilung erfolgt der Länge, nicht der Quere nach und soweit ich sehen konnte, sind die aus solchen Theilungen hervorgehenden Zellen einfach als Material zum Aufbau des Entoderms der Gonophoren zu betrachten; das Entoderm bleibt dabei einschichtig und die einzigen Elemente, die stellenweise in seiner Tiefe vorkommen, sind eben seine Keimzellen. Wenn man annehmen dürfte, dass Ektodermzellen im Gebiet der Keimzone die Stützlamelle durchbrächen und so ins Entoderm gelangten, so wäre das plötzliche Erscheinen dieser Zellen erklärt, welche eben nur an diesen Stellen vorkommen und z. B. auf demselben Schnitt rund herum in der Wand des Hydranthen vollständig fehlen. Manches spricht nun für eine solche Annahme. Auf die Aehnlichkeit der Kerne der Keimzellen vor ihrer Differenzirung mit den Kernen mancher Ektodermzellen wurde schon hingewiesen, man sieht aber auch nicht selten deutlich umgrenzte ganze Zellen des Ektoderms, welche den Keimzellen in Grösse, Kern und Zellkörper völlig ähnlich sehen, und diese Zellen liegen nicht selten direkt auf der Stützmembran, brauchten also blos durch diese hindurchzuschlüpfen, um von Keimzellen ununterscheidbar zu sein [1]).

Die Umwandlung der Keimzellen zu Eizellen erfolgt im Entoderm des Gonophorenstamms. Dort begegnet man Uebergangsformen, d. h. Zellen mit plasmareicherem Körper und grösserem hellerem Kern, der in andern Zellen dann vollends die Beschaffenheit eines Keimbläschens bekommt. In den Gonophorenknospen selbst habe ich nie undifferenzirte Keimzellen gesehen, vielmehr immer nur wirkliche Eizellen, doch wird das Erstere wohl vorkommen. Zuweilen traf ich auf Schnitten junge Gonophoren, in die erst eine Eizelle eingewandert war, während die andere noch am Eingang des Gonophors lag; alle etwas älteren Gonophoren aber enthalten auch bereits die normale Zahl von zwei Eizellen, die dann immer schon eine relativ bedeutende Grösse besitzen und stark ins Lumen der Knospe vorspringen, von dem sie aber stets durch eine, wenn auch sehr dünne entodermale Schicht getrennt bleiben (Taf. V, Fig. 5, *eiz*). Zu dieser Zeit ist an der Spitze des Gonophors bereits ein Glockenkern (Entocodon) entstanden und zeigt bereits ein kleines Lumen (*GlH*), drängt das Entoderm zurück und ruft so die Anlage der primären, doppelwandigen Entodermlamelle hervor.

Bei weiterem Wachsthum geht nun eine leicht zu übersehende, aber theoretisch wichtige Lageveränderung der Eizellen vor sich, deren Analogon wir noch bei verschiedenen Arten mit entodermaler Keimstätte begegnen werden. Während nämlich bisher die Eizellen proximalwärts vom Ursprung der Entodermlamelle lagen, kommen sie jetzt distalwärts von demselben zu liegen. Ein vergleichender Blick auf die Figuren 5 und 6 lehrt sogleich, dass diese Dislokation nur durch Eigenbewegung der Eizellen erklärbar ist, da dieselben unmöglich durch blosse Wachsthumsverschiebungen an dem Ursprung der Entodermlamelle vorbeigelangen könnten. Die Eizellen rücken aber nicht blos weiter nach vorn, sondern treten zugleich aus dem Entoderm ins Ektoderm über, in den Ektodermüberzug des Spadix, also in die untere Wand des Glockenkerns. Dass dem so ist, lässt sich an Schnitten mit Sicherheit erkennen, wenn freilich auch wegen der ganz rudimentär bleibenden Anlage

1) Auf dem in Fig. 4 abgebildeten Schnitt eines jungen Gonophorenstammes liegen drei solcher Zellen dicht nebeneinander auf der ektodermalen Seite der Stützlamelle, leider aber sind sie in der Figur nicht deutlich wiedergegeben, wie denn überhaupt diese Figur zu wünschen übrig lässt. Auch die Keimzellen bei *ent* heben sich viel zu wenig von den Epithelzellen des Entoderms ab und ihre Zellgrenzen ermangeln der Genauigkeit. Dazu kommt noch die für die übrigen Figuren vortheilhafte rothe Färbung des Entoderms, welche in dieser besser weggeblieben wäre, um die Aehnlichkeit der Keimzellen mit Ektodermzellen mehr hervortreten zu lassen.

der Medusenglocke die Verhältnisse nicht so leicht zu verstehen sind, wie etwa bei Podocoryne oder andern Arten, bei denen es sich ähnlich verhält.

Die beiden Eizellen liegen nicht auf der Spitze des Spadix, sondern zu beiden Seiten derselben, in einer Ebne, die man die Querebne nennen kann. Längsschnitte, die senkrecht auf diese Ebne geführt werden, treffen nur das eine Ei (Fig. 7).

Die Anlage der Medusenglocke verkümmert zu einem kleinen Hohlraum, der auf der Spitze des Spadix aufliegt und sich zu beiden Seiten noch ein Stück weit über die Eizelle hinzieht (Fig. 6 und 7, *GH*), begrenzt von einem kleinzelligen, einschichtigen Epithel, dem ehemaligen Glockenkern. Dasselbe erstreckt sich noch in den engen Raum zwischen Eizelle und äusserem Ektoderm (*ekt*) hinein, ist aber dort nicht mit Sicherheit von der Entodermlamelle zu unterscheiden, deren Ursprungsstelle von der Basis des Spadix bis zur Reife der Eier deutlich bleibt (Fig. 6 u. 7, *entl*).

Junge Eizellen besitzen eine fleischrothe oder ziegelrothe Färbung ganz ähnlich der der jungen Hoden. Ziegelroth ist auch das Entoderm und die körnige Masse von Nahrungstheilchen, welche das Lumen des Spadix erfüllt. Reife Eier sind bei auffallendem Licht schwärzlichgrau und schon fürs blosse Auge als solche zu erkennen, bei durchfallendem braun. Sobald diese Färbung eintritt, verschwindet das Keimbläschen und der Spadix zieht sich soweit zurück, dass die Eier nur noch auf seiner breiten Endfläche aufruhen, anstatt halb von ihm umfasst zu werden. Zugleich hört die Ernährung der Eier auf, die Masse rother Nahrungspartikelchen im Innern des Spadix verschwindet, während seine Zellen farblos und klar werden wie Ektodermzellen.

Eine Eihaut bildet sich nicht, wie meistens bei Eiern, welche die Embryonalentwicklung unter dem Schutze des Gonophors durchlaufen; die Wand des Gonophors bleibt bestehen bis zum Ausschlüpfen der Planulalarve. Dies erfolgt bei dem Mangel einer regulären Oeffnung durch Zerreissen der sehr dünnen Häute. Auch das Eindringen der Spermatozoen muss durch diese Häute hindurch erfolgen, falls nicht etwa das Sperma durch den Mund der Hydranthen in das Innere des Thieres gelangt. Der erstere Weg ist wohl der wahrscheinlichere, weil die dünne Wand des Gonophors weit leichter zu durchbohren ist, als das dicke, festgeschlossene Entoderm des Spadix und weil eben bei Clava eine Chitinhülle des Eies, wie sie z. B. bei Eudendrium und Corydendrium vorkommt, durchaus fehlt.

Auch über die Embryonalentwicklung liegen mir einige Beobachtungen vor, welche hier kurz erwähnt werden mögen. Die Furchung ist eine inäquale und erfolgt derart, dass zwei enorme Entoblastzellen von zahlreichen Ektoblastzellen umwachsen werden. Wenn die Letzteren schon bedeutend zahlreich und klein geworden sind und als gleichmässig dicke Schicht das Entoblast einhüllen, besteht dieses immer noch aus zwei grossen Zellen. Erst später theilen auch diese sich weiter und führen so den Abschluss der Embryonalentwicklung und die gewöhnliche Bildung einer soliden Planulalarve herbei.

2. Dendroclava Dohrnii *nov. gen. et sp.*

Diesen Namen schlage ich zu Ehren des Gründers der vortrefflichen zoologischen Station in Neapel für eine bisher unbekannte Clavide vor, welche im Golf von Neapel in grösserer Tiefe lebt. Das einzige bisher gefundene Stöckchen wurde im Sommer 1881 von Korallenfischern der zoologischen Station gebracht, sass auf einem Stück Isis und stammt aus einer Tiefe von 70—80 Meter. Die Art kann in doppelter Hinsicht Interesse beanspruchen, denn sie ist einmal eine der wenigen Claviden, welche Medusen hervorbringen und dann — mit Ausnahme einer nur unsicher gekannten Tubiclava — die einzige Clavide, welche baumartig verästelte Stöckchen bildet. Als Medusen erzeugend sind bisher nur die von *Gegenbaur* [1]) auf den Schalen von Cleodora entdeckte und als Syncoryne beschriebene Campaniclava Cleodorae bekannt gewesen, sowie die von *Gosse* [2]) als einer Clavide angehörig nachgewiesene Meduse Turris neglecta Lésson.

Ich schicke der Beschreibung eine kurze, nach *Allman*'schem Schema abgefasste Diagnose voraus.

Gattung Dendroclava. Trophosoma. — Ein ansehnlicher, mehrfach verzweigter Stamm entspringt aus kriechender, kurzer Hydrorhiza, beide von dickem, hornigem Perisarc umgeben. Hydranthen keulenförmig mit zerstreuten fadenförmigen Tentakeln. Gonosoma. — Medusen von Oceaniden- oder Anthomedusen-Typus knospen dicht unter dem Halse der Seitenhydranthen hervor.

Dendroclava Dohrnii. Trophosoma. — Stamm etwa 3,5 Cent. hoch, mit alternirend nach rechts und links abgehenden Seitenästen. Perisarc glatt, aus zwei ineinandersteckenden Röhren gebildet und bis zum Hals der Hydranthen hinaufreichend. Hydranthen mit 12—20 kurzen, über das ganze Köpfchen zerstreuten Tentakeln. Gonosoma. — Medusenknospen einzeln vom Stiel der Seitenhydranthen entspringend, bei der Loslösung mit 4 Radiärkanälen, 8 Randtentakeln und 4 noch kleinen Mundlippen. Gonaden in Gestalt von 4 Bändern an den Seiten des viereckigen Manubrium.

Da mir reife Medusen nicht vorlagen, so kann ich nicht bestimmen, ob sich die Art unter eine der bekannten Gattungen unterbringen lässt. Jedenfalls gehört sie zu der *Haeckel*'schen Familie der Tiaridae und zu seiner Subfamilie der Pandaeiden, möglicherweise zur Gattung Pandaea Lesson oder Conis Brandt, jedenfalls also in unmittelbare Nähe der schon als Clavidensprössling bekannten Gattung Turris Lesson.

Der derbe Stamm des Stöckchens steigt grade auf und gibt nach beiden Seiten hin alternirend

---

1) „Zur Lehre vom Generationswechsel etc.“ p. 11.

2) „A Naturalist's Rambles on the Devonshire Coast“ p. 348.

Aeste ab, die unten ziemlich lang sind und nach oben an Länge abnehmen. Der ganze Stock ist von hartem Perisarc umgeben, welches am Hals der Polypen quer abgestutzt endet. Besonders im untern Theil des Stammes ist es von ziemlicher Dicke und besteht dort aus zwei ineinandersteckenden Röhren, von denen die äussere glatt und grade, die innere wellig gebogen ist und zwar genau so, als ob sie von einem bereits in Haftzipfel ausgezogenen Ektoderm abgeschieden worden sei. Offenbar wird diese innere Lage erst abgeschieden, nachdem die äussere schon völlig verhornt ist, wie denn auch in den Spitzen der Zweige das Perisarc einfach ist. Der Stamm hat unten eine Dicke von 7 Mm. und gibt dann alternirend nach rechts und links Aeste ab, indem er dabei eine leise zickzackförmige Biegung macht. Die Seitenäste sind sehr ungleich entwickelt, bald lang und verzweigt, bald kurz und einfach. An ihrer Spitze, wie auch an der des Stammes steht je ein grösserer Haupthydranth, der älteste des betreffenden Astes. Die Hydranthen der Seitenzweige folgen sich in ziemlich grossen Abständen und gewöhnlich alternirend nach rechts und links gewendet. Die Hydranthen selbst sind keulenförmig, ähnlich denen von Clava, mit kurzem Rüssel und 12—20 kurzen, einfach zugespitzten Tentakeln, welche zerstreut dem Köpfchen des Polypen aufsitzen. Aus dem Bau der halbreifen Medusenknospen geht mit Sicherheit hervor, dass die Geschlechtsthiere frei werden. Sie zeigen eine tiefe Glocke mit vier Radiärkanälen, einen relativ kleinen Magenstiel, vier kleine Mundarme und acht dicke Randtentakel. Die Medusenknospen entspringen nicht vom Köpfchen selbst, wie bei Syncoryne, Pennaria, Corymorpha und Andern, sondern einzeln am Stiel der Seitenhydranthen, rücken aber bei weiterem Wachsthum desselben weiter abwärts. Ihre Ursprungsstelle entspricht genau der Stelle, an welcher auch die Hydranthenknospen hervorbrechen, Meduse und Hydranth vertreten sich also hier, wie sich bei andern Arten, z. B. Eudendrium, Blastostyl und Hydranth vertreten, oder bei Cordylophora Gonophor und Hydranth. Bei beiden genannten Arten liegt auch die Knospungszone oder -stelle an demselben Ort, unterhalb des Halses des Polypen am Hydranthenstiel. Schon junge Polypen von Dendroclava tragen oft Medusenknospen, die zuerst dem Polypen direkt aufsitzen, später aber einen kurzen Stiel bekommen.

Das von mir untersuchte Stöckchen war weiblichen Geschlechtes, wenigstens glaube ich die sogleich näher zu beschreibenden Geschlechtszellen als Eizellen auffassen zu müssen, wenn sie auch die Charaktere der Eizelle noch nicht voll ausgeprägt an sich trugen; ganz reife Medusenknospen fehlten leider.

Diese Eizellen entstehen nicht im Coenosarc des Stockes, sondern erst in der Medusenknospe selbst und zwar im Ektoderm, aus dem innern Blatt der als Glockenkern (Entocodon) eingestülpten Ektodermwucherung. Abweichend von andern Medusen (Obelia, Sarsia, Clytia) erhebt sich der Magenstiel erst sehr spät, wenn die Schwimmglocke bereits vollständig gebildet ist. Zuerst wächst der Glockenkern als ein hohler kugliger Sack dem Entoderm entgegen, dieses aber erhebt sich zunächst nur in seiner Peripherie theils passiv, theils aktiv, d. h. durch Wachsthum zur Entodermlamelle mit den vier Radiärkanälen, und die schon geräumige Glocke schliesst einen leeren Raum ein. Erst jetzt wächst dann vom Boden desselben der Magenstiel als flacher konischer Hügel empor, der höher und höher wird und schliesslich etwa drei Viertel der Glockenhöhe einnimmt.

Bevor er sich erhebt, ist von Sexualzellen durchaus Nichts zu sehen, auch solange er noch niedrig ist, liegen weder in seinem Entoderm noch im Ektoderm irgendwie ausgezeichnete Zellen (Taf. XII, Fig. 8). Bald aber tritt eine Differenzirung im basalen Theil des Ektodermüberzugs ein; einzelne der nur in einfacher Schicht liegenden Zellen bekommen einen grösseren Kern und der Zellkörper wird granulirt und schwach gelblich (Taf. XII, Fig. 9 *A*). Indem diese granulirten Zellen stärker

wachsen als die übrigen, drängen sie die unveränderten Epithelzellen theils nach unten gegen die Stützmembran, theils nach oben an die Oberfläche, während sie selbst entweder unausgesetzt die ganze Dicke des Ektoderms behaupten oder doch sehr bald wieder Fuss auf der Stützlamelle fassen, wenn sie ihn momentan verloren haben (Taf. XII, Fig. 6). Bald findet man eine geschlossene Reihe grösserer, entschieden bräunlich-gelb gefärbter (an Borax-Carmin-Präparaten) granulirter Zellen (Fig. 9, *B*) die proximale Hälfte des Manubrium bedecken, zwischen denen hier und da besonders an ihrer Basis und auf ihrer Aussenfläche noch die kleinen Kerne epithelialer Ektodermzellen liegen (Fig. 7).

Diese Sexualzellen umgeben nicht als geschlossener, gleichmässiger Ring das Manubrium, sondern sie ordnen sich zu vier Längswülsten an, welche die vier Seitenflächen des viereckigen Manubriums bedecken.

Wenn ich sie als Eizellen auffasse, so bedarf dies der Rechtfertigung. Die Granulirung des Protoplasmas spricht nicht dagegen, ebensowenig die gelbe Färbung im Präparat, obgleich Beides keine gewöhnlichen Eigenschaften ganz junger Eizellen sind; der Kern ist in dem ältesten beobachteten Stadium zwar schon grösser als ein Epithelkern, hat aber noch nicht den grossen glänzenden Nucleolus, der das Keimbläschen auszeichnet, sondern enthält mehrere sehr kleine Körner. Dennoch scheint mir kein Zweifel an der weiblichen Natur dieser Zellen möglich und zwar wesentlich aus dem negativen Grunde, dass männliche Keimzellen sich jedenfalls anders verhalten würden. Bei allen Hydroiden wenigstens, die ich kenne, treten an diesen schon sehr früh lebhafte Theilungserscheinungen auf, eine jede wandelt sich um in einen Haufen sekundärer kleiner Zellen, der Spermatoblasten. Davon aber war auch in den ältesten Medusenknospen, die bereits ausgebildete Randtentakel besassen, Nichts zu sehen.

Es wird sonach als feststehend betrachtet werden dürfen, dass bei Dendroclava die Keimstätte der Eizellen im Ektoderm des Manubriums liegt und dass es ein Theil der jungen Ektodermzellen selbst ist, der sich zu Eizellen differenzirt.

Danach bleibt es kaum zweifelhaft, dass die männlichen Elemente sich genau in derselben Weise bilden werden; wenigstens ist unter allen von mir untersuchten Arten keine, bei der die männlichen Sexualzellen nicht aus dem Ektoderm des Manubriums hervorgingen, wenn die weiblichen sich aus ihm bilden.

3. Cordylophora lacustris. *Allman.*

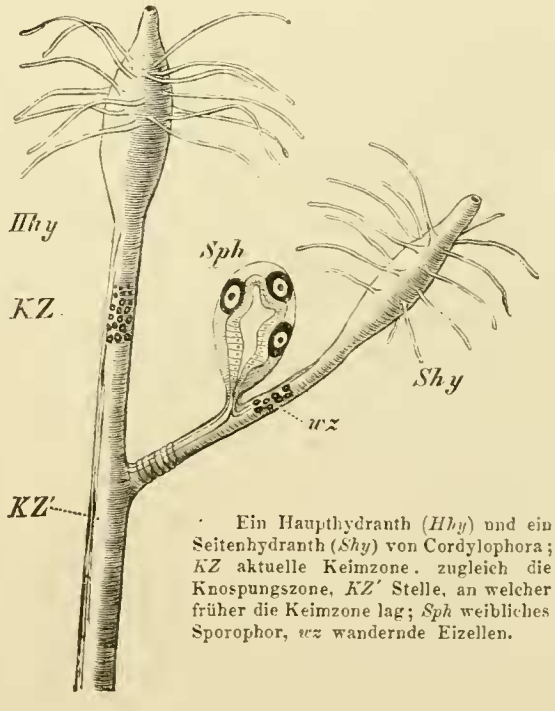
I. Architektonik und Wachsthumsgesetze des Stockes.

Diese Art hat in *F. E. Schulze* [1]) einen so genauen Monographen gefunden, dass ich in Bezug auf den gröberen und feineren Bau sowie auf Vorkommen und Lebensverhältnisse der Art mich einfach auf seine Darstellung beziehen kann. Nur in Bezug auf die Architektonik des Stockes und die Wachsthumsgesetze, welche derselben zu Grunde liegen, möchte ich der Darstellung der Fortpflanzungserscheinungen Einiges voranschicken, da ein genauer Zusammenhang zwischen beiden besteht, wohl geeignet, einiges Licht auf allgemeinere Fragen zu werfen.

Das Material, welches mir zur Untersuchung diente, verdanke ich zum Theil meinem Freund *Schulze*, und dieses stammt von dem von ihm beschriebenen Fundort in Warnemünde an der Ostsee her, theils erhielt ich es von Herrn Dr. *Henri Blanc* aus dem Kieler Hafen.

Bekanntlich bildet Cordylophora ziemlich hohe (bis 8 Cent.) baumförmig verzweigte Stöckchen. Die Bildung derselben beruht zunächst darauf, dass hier wie bei allen mir bekannten Tubulariden die Knospungsstelle eine ganz bestimmte ist. Soweit meine Erfahrung reicht, bilden sich unter normalen Verhältnissen Knospen, seien es solche von Hydranthen oder von Gonophoren stets nur am Stiel eines Hydranthen und zwar dicht unterhalb des Halses, der verjüngten Stelle des Stieles, auf welcher das Hydranthenköpfchen aufsitzt (Taf. XV, Fig. 6, *H.*) Bei ganz jungen Hydranthen folgt auf diesen Hals unmittelbar ein mehrfach quergeringelter Stiel, mittelst dessen die Knospe dem Mutterpolypen aufsitzt. Wenn sich aber später der Stiel verlängert, so schiebt sich ein ungeringeltes Stück zwischen den geringelten Basaltheil und den Hals ein, und dieses ist die Knospungs-Zone; auf Holzschnitt 5 fällt sie etwa mit der Keimzone (*KZ*) zusammen. Hat ein Hydranth die erste Seitenknospe getrieben, so bildet sich bei weiterem Wachsthum oberhalb derselben und zwar auf der andern Seite seines Stiels bald wieder eine neue Knospungszone, von der nun wieder eine Knospe hervorsprossen kann u. s. w. Die gesetzmässige Verästelung des Stöckchens beruht nun vor Allem darauf, dass ein Haupthydranth, d. h. der Endhydranth eines Haupt- oder Seitenstammes immer nur Hydranthenknospen treibt, niemals

Fig. 5.



Ein Haupthydranth (*Hhy*) und ein Seitenhydranth (*Shy*) von Cordylophora; *KZ* aktuelle Keimzone, zugleich die Knospungszone, *KZ'* Stelle, an welcher früher die Keimzone lag; *Sph* weibliches Sporophor, *wz* wandernde Eizellen.

1) „Bau und Entwicklung von Cordylophora lacustris", Leipzig 1871.

Gonophorenknospen, und dass nur die Ersteren, nicht aber die Letzteren im Stande sind, selbst wieder Knospen hervorzubringen. Hieraus lässt sich die Architektonik des Cordylophora-Stöckchens leicht ableiten. Von dem ersten, aus dem Ei hervorgegangenen Haupthydranthen sprossen in regelmässigen Abständen alternirend nach links und nach rechts Seitenhydranthen hervor, welche zunächst auch wiederum lediglich Seitenhydranthen hervorbringen. Indem diese nun ihrerseits Seitenhydranthen dritter Ordnung bilden, wandelt sich der Seitenast zum Hauptast um. Später, wenn die geschlechtliche Fortpflanzung eintritt, bilden sich Gonophoren ganz regelmässig an jedem von einem Haupthydranthen frisch hervorgebrachten Seitenhydranthen, aber auch nur an diesen, und zwar an derselben Stelle, an welcher früher, ehe die geschlechtliche Fortpflanzung eintrat, die Knospe eines Seitenhydranten zweiter Ordnung hervorgewachsen sein würde. Indem nun mehrere (bis vier) Gonophoren nacheinander und in regelmässigen Abständen nach rechts und links alternirend von demselben Seitenhydranthen hervorsprossen, wächst derselbe zu einem Seitenast aus und indem er dann aufhört, Gonophoren hervorzubringen und ebenfalls Hydranthenknospen entwickelt, wird er zum Seitenstamm und besitzt nun die Eigenschaften eines Haupthydranthen. Diese bestehen bei weiblichen Stöckchen nicht nur darin, dass er nun nur noch Hydranthenknospen treibt, sondern auch darin, dass sich in ihm eine Keimzone bildet, welche die weiblichen Keimzellen hervorbringt, wie sogleich des Näheren gezeigt werden soll.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Es wurde schon erwähnt, dass die Gonophoren bei Cordylophora stets an einem Seitenhydranthen hervorsprossen und zwar in dessen Knospungszone, dicht unterhalb des Halses. Wenn es häufig so scheint, als sässen sie weiter unten am Hydranthenstiel, so beruht dies darauf, dass seit dem Hervorknospen des Gonophors der Stiel oberhalb desselben in die Länge gewachsen ist (Holzschnitt 5).

Die Entstehung der Gonophoren hat *F. E. Schulze* schon beschrieben. Zuerst zeigt sich eine „flach hügelförmige Ausbauchung des Cönenchymrohrs", welche bald durch stärkere Ausdehnung des äussern blinden Endes eine Kolbenform annimmt. Anfänglich hat dieser Kolben „nur eine einfache Höhlung, bald aber theilt sich dieselbe dadurch, dass der Entodermschlauch sich mehrfach gabelt und in vier wiederum geweihartig verzweigte Schläuche" auswächst. Bei den weiblichen Gonophoren liegen diese vier Spadices oberflächlich, so dass sie die Eier von aussen umfassen. Der ganzen Darstellung von *Schulze* in Betreff der Gonophorenbildung kann ich vollkommen beistimmen und füge nur noch hinzu, dass zu keiner Zeit der Entwicklung eine Spur medusoider Bildung an dem Gonophor zu bemerken ist, ein Glockenkern tritt nicht auf. Dies gilt auch für die männlichen Gonophoren, beide besitzen nur zwei Schichten, Ektoderm und Entoderm, und müssen sonach den medusoiden Gonophoren gegenüber als Sporophoren bezeichnet werden.

In Bezug auf den Ursprungsort der Geschlechtszellen sagt *Schulze:* „die erste Andeutung von Eiern wird in den weiblichen Gonophoren um die Zeit bemerkt, wenn die anfangs gleichmässig dicke Ektodermschicht ihre nach innen vorspringenden Hervorragungen zeigt" (a. a. O. p. 36). „In diesen fallen zuerst gewisse durch grossen hellen Kern mit beträchtlichem Kernkörperchen ausgezeichnete rundliche Zellen, die jungen Eier, auf, deren gleichmässig körniges Protoplasma sich mit einer scharfen äussern Grenze absetzt." Aber schon in viel jüngeren Gonophoren sind die Eizellen bei geeigneter Behandlung nachzuweisen, ja sie entstehen überhaupt nicht in den Gonophoren, sondern im Coenosarc oder genauer im Ektoderm der Knospungszone eines Haupthydranthenstiels; hier liegt die ganz bestimmt lokalisirte Keimstätte der Eizellen.

Am besten lässt sich dies nachweisen, wenn man von den Gonophoren aus die Eizellen rückwärts verfolgt. Fasst man einen jungen Seitenhydranthen ins Auge, an dessen Stiel grade eben das erste Gonophor hervorzuwachsen beginnt (Taf. XV, Fig. 6), so erkennt man, dass nicht nur im Ektoderm der Gonophoren-Knospe (*Gph*) etwa zehn bis zwölf grosse rundliche Eizellen liegen, sondern dass auch proximalwärts von der Gonophoren-Anlage noch zwanzig oder mehr solcher Eizellen im Ektoderm lagern, fast alle in dem geringelten Basalstück des noch kurzen Hydranthenstiels (Fig. 6, *ov, ov'*). Die grössten von ihnen haben 0,04 Mm., die kleinsten 0,02 Mm. Durchmesser und unterscheiden sich somit schon durch ihre viel bedeutendere Grösse von den kleinen, oft geschichteten und immer kleinkernigen Epithel- und Subepithelialzellen des Ektoderms. Dazu kommt noch der homogene, plasmareiche Zellkörper und der keimbläschenartige Kern. Uebergangsformen zwischen Ektodermzellen und diesen Eizellen sind hier durchaus nicht zu finden; dieselben können also nicht hier entstanden sein und dieser Schluss bestätigt sich sofort, wenn man ganz junge Seitenhydranthen untersucht, solche, welche eben vom Stamm hervorsprossen, noch keine Tentakel und nur einen ganz kurzen Stiel besitzen. Auch in diesen liegen schon ganz ähnliche Eizellen in ungefähr gleicher Zahl und zwar in der Basis des jetzt noch durchweg geringelten Stiels. Geht man noch weiter zurück bis zu den jüngsten Hydranthenknospen, die grade eben anfangen, sich vom Stamm abzuheben, so findet man die Eizellen noch im Stamm selbst in der unmittelbaren Umgebung der Hydranthenknospe. Sie sind dann noch etwas kleiner, als später beim Einrücken in eine Gonophoren-Knospe, aber untereinander differiren sie auch jetzt schon nur wenig in der Grösse.

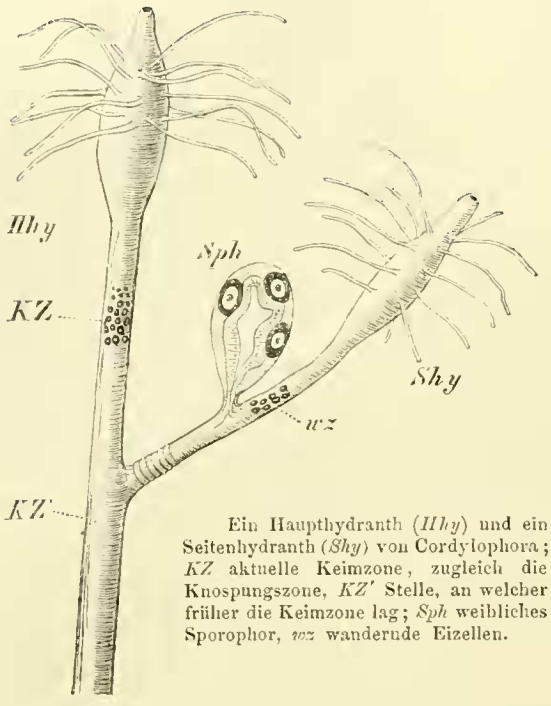
Bis hierhin hatte ich die Eizellen verfolgt, als ich vor einigen Jahren eine kurze Mittheilung[1]) darüber brachte; ich wusste, dieselben müssen im Stamm entstehen, wo aber im Stamm, in der Spitze desselben oder in der Basis oder vielleicht überall, oder ob sie schon im Embryo sich bilden, das war mir damals noch unklar. Ebenso konnte ich nicht entscheiden, ob sie wirklich auch im Ektoderm des Stammes sich bilden, in welchem man sie antrifft, oder ob sie nicht etwa im Entoderm entstehen und später ins Ektoderm auswandern. Durch Untersuchung neuen Materials kann ich jetzt bestimmt angeben, dass die Eizellen nicht schon vorgebildet im Hydroidenstöckchen enthalten sind, sondern dass sie, wie oben schon kurz erwähnt wurde, in den Stielen der Haupthydranthen entstehen und zwar aus Ektodermzellen, welche sich von andern jungen Ektodermzellen in Nichts unterscheiden. In der oben schon präcisirten Knospungszone eines Haupthydranthen findet man das Ektoderm sehr dick und vielfach geschichtet, wie es dem stetigen und raschen Wachsthum dieses Stiel-Abschnittes entspricht. An gut, aber nicht stark tingirten Präparaten erkennt man zwischen ihnen Eizellen; einzelne von diesen kommen an Grösse denen gleich, wie man sie in den Seitenhydranthen findet, viele aber sind nicht grösser als gewöhnliche Ektodermzellen und unterscheiden sich von solchen nur durch einen plasmareicheren Zellkörper und meist auch schon durch einen etwas grösseren Kern (Taf. XV, Fig. 7, *ov, ov'*); doch findet man auch solche, bei denen der Kern noch unverändert ist und die man also als Uebergänge zwischen Ektoderm- und Eizellen ansehen muss. Ich habe nie an andern Stellen des Stocks solche Uebergangsformen gefunden.

Die Eizellen entstehen also durch Umwandlung von Ektodermzellen in dem Stiel der Haupthydranthen, rücken von da in die ganz in ihrer Nähe sich bildende Knospe eines Seitenhydranthen ein und treten dann, wenn Letzterer heranwächst, in das sich bildende Gonophor; eine jede Eizelle, die überhaupt in ein Gonophor gelangt, wächst auch zum Ei heran; Nährzellen kommen nicht vor.

---

1) Zool. Anzeiger, 1880, p. 369.

Fig. 6.



Ein Haupthydranth (*Hhy*) und ein Seitenhydranth (*Shy*) von Cordylophora; *KZ* aktuelle Keimzone, zugleich die Knospungszone, *KZ'* Stelle, an welcher früher die Keimzone lag; *Sph* weibliches Sporophor, *wz* wandernde Eizellen.

Zwei Punkte bleiben noch zu erörtern, zuerst die Frage: woher kommen die Eizellen für das zweite, dritte und vierte Gonophor eines Hydranthen und zweitens: wann wird der Seitenhydranth zum Haupthydranth, wann also entsteht eine Keimzone im Hydranthen? Die erste Frage wird am besten durch einen Blick auf Taf. XV, Fig. 6 beantwortet. Man zählt hier vierundzwanzig Eizellen im Hydranthenstiel, etwa zwölf lagen noch auf der dem Beschauer abgewandten Fläche, zusammen also sechsunddreissig Eizellen. Ein Gonophor beherbergt nun höchstens zwölf Eier, oft auch nur sechs, es würden also in diesem Seitenhydranthen Eizellen für mindestens drei Gonophoren enthalten sein. Soviele bilden sich auch in der Regel, mehr wie vier dagegen habe ich nicht beobachtet.

Dass nun wirklich das Eizellen-Material, welches einem Seitenhydranthen schon bei seiner Entstehung mit auf den Weg gegeben wird, successive zur Gonophoren-Bildung verbraucht wird, lässt sich mit Sicherheit nachweisen. Die Eizellen, welche nicht in das erste Gonophor mit eingerückt sind, wandern langsam aufwärts und ein Theil von ihnen tritt später, wenn sich zwischen dem ersten Gonophor und dem Hals des Hydranthen eine neue Knospungszone gebildet hat, in das zweite Gonophor ein. Dieses Aufwärtsrücken der Eizellen muss zum Theil auf aktiver Bewegung beruhen, denn durch blosse Wachsthumsverschiebung könnten die Eizellen nicht am ersten Gonophor vorbeikommen; man findet sie aber noch lange vor der Reife des ersten Gonophors oberhalb desselben, während sie vorher unterhalb lagen (Holzschnitt 6, *wz*). Die Wanderung muss in bestimmter Richtung vor sich gehen und äusserst langsam, denn erstens findet man die Eizellen niemals regellos über den ganzen Stiel zerstreut, sondern sie bleiben in einem kleinen Trupp beisammen und dann gelangen sie niemals in das Hydranthen-Köpfchen. Sie rücken nur wenig rascher vorwärts als der Stiel in die Länge wächst, und es dürfte schwer sein zu sagen, wieviel bei dieser Ortsveränderung auf ihrer eignen Aktion, wieviel auf Wachsthumsverschiebungen beruht.

Derselbe Vorgang wiederholt sich dann nach Bildung des zweiten und eventuell — falls noch Eizellen übrig sind — nach der des dritten Gonophors. Neue Eizellen bilden sich nicht, solange der Hydranth Seitenhydranth bleibt, d. h. solange er nur Gonophoren und nicht auch Hydranthenknospen treibt. Letzteres kann aber auch geschehen, es kann sich oberhalb des jüngsten Gonophors eine Hydranthenknospe bilden. Damit wird der Seitenhydranth zum Endhydranth eines Hauptastes und dann findet man, dass in seiner Knospungszone die Bildung von Eizellen begonnen hat, von welchen ein Theil in den neuentstandenen Seitenhydranthen einrückt und von ihm zur Gonophoren-Bildung verwerthet wird.

Ganz ähnlich verhält es sich aber auch mit den ersten Haupthydranthen des Stockes, nur dass diese niemals Seitenhydranthen waren, demnach auch niemals Gonophoren hervorgebracht haben. Aber auch sie enthalten nicht schon von Anfang an Eizellen; — wäre dies der Fall, so müssten schon ihre ersten Seitenäste direkt Gonophoren treiben, was nicht der Fall ist.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Die Stellung der männlichen Gonophoren am Stock ist genau dieselbe wie die der weiblichen, auch hat *F. E. Schulze* bereits angegeben, dass die Hodenmasse des reifenden Gonophors ausserhalb der Verzweigungen der ernährenden Entodermschläuche (des verästelten Spadix) liegen, d. h. also im Ektoderm. Ich kann die Angabe nach dem Studium von Quer- und Längsschnitten von Gonophoren vollkommen bestätigen. Besonders bei jungen Gonophoren mit noch einfachem, unverästelten Spadix tritt es sehr deutlich hervor, dass die samenbildenden Zellen ausserhalb der Stützmembran liegen. Es bliebe somit nur noch zu entscheiden, ob die Hodenelemente auch wirklich aus dem Ektoderm stammen, zu welcher Zeit und an welcher Stelle des Stockes sie entstehen.

Dies ist nun sehr viel schwieriger zu bestimmen als bei den weiblichen Geschlechtsprodukten, weil die jüngsten Hodenzellen sich nicht so prägnant von den Zellen ihrer Umgebung unterscheiden lassen wie die jungen Eizellen. Dennoch kann es keinem Zweifel unterliegen, dass nicht nur ihre Keimstätte, d. h. der Ort ihrer Differenzirung im Ektoderm liegt, sondern dass sie auch aus Ektoderm-Elementen hervorgehen.

Schon die jüngsten Gonophoren-Knospen (Taf. XVI, Fig. 3, *Gph*), wenn sie noch einfache Ausbuchtungen der Leibeswand sind, enthalten bereits die Anlage des Hodens und zwar als Zellwucherung des Ektoderms in seiner ganzen Dicke. Da das Entoderm keinerlei Schichtung zeigt, auch in der Knospe noch aus einfachen Zelllagen besteht, die sich nicht wesentlich von derjenigen der Umgebung unterscheidet, so fehlt jeder Grund, die Samenbildner des Ektoderms aus dem Entoderm herzuleiten, und man kann es mit Bestimmtheit aussprechen, dass sie durch Wucherung und Differenziruug der tieferen Ektodermschichten entstanden sind, also aus jugendlichen Abkömmlingen der subepithelialen Zellschicht.

Es gelingt nicht, irgend ein charakteristisches Merkmal zu entdecken, durch welches man diese Ur-Samenbildner von andern interstitiellen Zellen unterscheiden könnte. Es sind kleine (0,01—0,012 Mm.) Zellen von rundlicher oder polygonaler Gestalt mit kreisförmigem Kern und kleinen, leuchtenden Kernkörperchen; sie liegen dicht gedrängt aufeinander und bilden in solchen jungen Gonophoren-Knospen schon eine ziemlich mächtige Lage (dickste Stelle 0,06 Mm.).

Aus diesem letzteren Umstand aber kann mit Sicherheit geschlossen werden, dass sie schon vor der Erhebung der Knospe vorhanden sein müssen, dass also ihre Entstehung bis auf das Ektoderm des Seiten-Hydranthen zurückdatirt werden muss; ihre Keimzone ist die Knospungsstelle des Gonophors; weiter zurück habe ich sie niemals verfolgen können, soviel Mühe ich mir auch darum gegeben habe.

Sonach entstehen die beiderlei Geschlechtsprodukte von Cordylophora auf gleiche Weise, nämlich aus jugendlichen Ektodermzellen, allein nicht an derselben Stelle des Stockes; die Keimzone der Eizellen liegt in der Knospungszone des Haupt-Hydranthen, die Keimzone der Spermarien aber liegt in der Knospungszone des Neben-Hydranthen. Es wird sich später zeigen, dass dieser Unterschied nicht ohne Bedeutung ist.

4. Corydendrium parasiticum, *Cavolini.*

I. Biologisches.

Diese grosse Tubularide wurde von *Cavolini* am Ende des vorigen Jahrhunderts entdeckt und als Sertularia parasitica beschrieben [1]). Sie scheint später keinem Zoologen mehr zu Gebot gestanden zu haben, wenigstens sind keine weiteren Untersuchungen über sie bekannt geworden, und auch der ältere *van Beneden*, der den Gattungsnamen Corydendrium einführte, konnte sich dabei nur auf die Beschreibung von *Cavolini* stützen.

Diese ist nun für ihre Zeit vortrefflich, enthält aber dennoch zahlreiche Lücken und Missdeutungen, wie das denn bei den unvollkommnen Untersuchungsmitteln und Kenntnissen jener Zeit nicht anders sein konnte. Es wird deshalb gerechtfertigt erscheinen, wenn ich bei dieser in vieler Hinsicht interessanten Art mich nicht auf die Geschlechtsverhältnisse beschränke, sondern auch über den Bau der Einzelthiere und des Stockes Einiges mittheile.

Schon der von *Cavolini* gewählte Species-Name kann in seiner thatsächlichen Berechtigung wohl mit Recht angezweifelt werden, wie dies denn vor *Allman* bereits geschehen ist. *Cavolini* glaubte, die Stöcke seiner Sertularia parasitica stets auf den Wurzeln abgestorbener Eudendriumstöcke gefunden zu haben. Er beobachtete ferner, dass abgerissene Stöcke von Corydendrium, wenn er sie frei im Meere aufhing, nicht lange weiter lebten, sondern schmutzig wurden und abstarben, während das gleiche Experiment mit Eudendrium racemosum oder mit Pennaria Cavolini angestellt ein günstiges Resultat gab.

Diese Erfahrungen überzeugten ihn, „dass diese Sertularie parasitisch auf der vorigen (Eudendrium racemosum) lebt, und im Sommer auf ihren Wurzeln entstehend, ihr so viel von ihrer Nahrung entzieht, dass diese an ihren Blüthen und den äusseren Theilen abstirbt und nur in den Wurzeln und Hauptstämmen existirt; da sie hingegen, sobald dieser Parasit gegen Ende des Sommers aufhört zu leben, ihre alte Kraft wieder bekommt und sich von neuem fortpflanzt".

An dem Bau des Corydendrium-Stöckchens konnte ich Nichts entdecken, was auf eine Ernährung von den Wurzelausläufern her deutbar wäre, auch tragen die Kolonien soviele mit Rüssel und Tentakel bewaffnete Hydranthen, dass für die Ernährung derselben allein durch sie hinlänglich gesorgt sein sollte. Dass Corydendrium sich mit Vorliebe auf etwas vorspringenden Punkten ansiedelt, wie z. B. auf den Strünken abgestorbener Eudendrium-Kolonien, ist richtig, aber ich besitze mehrere grosse

1) „Abhandlungen über Pflanzenthiere des Mittelmeers", übersetzt von *Sprengel*, Nürnberg 1813. Ich werde nach der deutschen Uebersetzung citiren, da mir das Original während der Ausarbeitung des Manuskriptes nicht zugänglich war.

2) Tub. Hydroids p. 263.

Kolonien, die auf dem Felsen selbst angewachsen sind und ein innerer Zusammenhang zwischen dem Corydendrium- und dem Eudendrium-Strunk findet auch in jenen Fällen nicht statt. Dazu kommt noch, dass ich mehrfach junge Corydendrium-Stöckchen auf lebenden Eudendrium-Stöcken gefunden habe; so z. B. sitzt an einem grossen, weiblichen Stock von 9 Cent. Höhe auf einem Seitenast in etwa zwei Drittel der Höhe des Stockes ein 3 Cent. hohes Corydendrium-Stöckchen. Das Eudendrium hat dabei nicht im geringsten gelitten, trägt Hunderte von Hydranthen und zahlreiche Blastostyle. Es darf also wohl bestimmt ausgesprochen werden, dass ein Parasitismus hier nicht vorliegt. Wenn man übrigens die Grotten, in denen diese beiden Arten bei Neapel vorkommen, aus eigner Anschauung kennt, so wundert man sich nicht darüber, dass das schwächere, krautartig schwanke Corydendrium sich gern auf den harten Eudendrium-Strünken ansiedelt, denn der unbesetzten Stellen sind überhaupt nicht viele auf jenen Felswänden und Steinblöcken. Ich habe eine der Grotten zwei Mal genau unterseeisch durchsucht und alle Flächen bedeckt gefunden mit festsitzenden Thieren aller Arten; ganze Blöcke waren von dem prächtig rothen Astroides überzogen und eine Unzahl der verschiedensten Schwämme bedeckte die Wände, dazwischen Ascidien, Bryozoen und Hydroiden; ein heftiger Kampf um den Platz darf deshalb wohl angenommen werden.

Mein Material stammt aus denselben Grotten, aus welchen auch *Carolini* das seinige bezog; ich verdanke es — wie so vieles Andere — der zoologischen Station in Neapel.

II. Bau.

A. Architektonik des Stockes.

Die Abbildung, welche *Carolini* von einem Stöckchen des Corydendrium gegeben hat[1]), lässt die Art kaum wieder erkennen, seine Beschreibung ist besser. Das Charakteristische dieser Gattung liegt vor Allem darin, dass nicht nur die Stämme und Hauptäste, sondern auch die dünnen Endzweige fasciculirt sind, d. h. aus Bündeln von Zweigen bestehen.

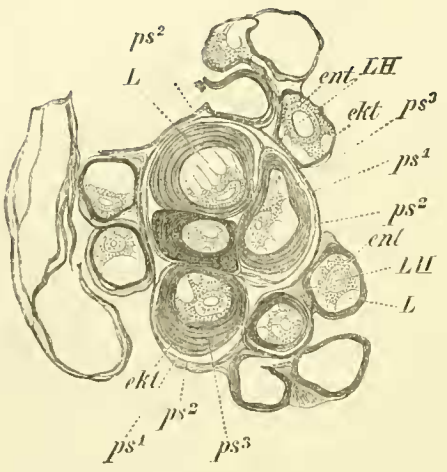
Die Stöckchen, welche mir vorlagen, hatten eine grösste Höhe von 5 Cent., ihre Verästelung ist reich und erfolgt rein dichotomisch und in sehr spitzen Winkeln. Die Aeste entspringen nach allen Richtungen und unregelmässig vom Stamm; alle, wie auch der Stamm sind breit und flach, und die Fascikel der Seitenäste lösen sich erst gegen ihr Ende hin ziemlich plötzlich in ein Büschel von Endzweigen auf. Hierdurch sowohl, wie auch durch die eigenthümlich weite und halb durchsichtige Perisarcscheide, in der das Coenosarc-Rohr wie ein dünner Faden hinzieht, dasselbe zum grössten Theil leer lassend, machen diese Stöckchen auf den ersten Blick eher den Eindruck von Meeres-Pflanzen als von Thieren.

Carolini hat die Fasciculirung schon bemerkt, wenn er angibt, dass man die Theilungen „der Aeste in einzelne Stengel schon früher im Marke vorher sieht, das heisst: dieses erscheint als ein Bündel einzelner Markfasern, deren jede nachher einen Stengel versorgt".

Allman glaubte aus *Carolini*'s Beschreibung entnehmen zu können, dass die Fasciculirung der Stämme nur durch äusserliche Verkittung der aneinanderliegenden Perisarc-Röhren zu Stande komme. Querschnitte lehren aber, dass die Verbindung doch eine innigere ist, dass allerdings auch eine blosse Verlöthung mitwirkt, indem sich mehrere Zweige parallel aneinander legen, dass aber an allen grösseren Zweigen auch eine Einschachtelung mehrerer engerer in eine oder mehrere weitere Röhren statt-

1) a. a. O. Tab. VI, Fig. 8 u. pag. 83.

Fig. 7



Querschnitt durch den Stamm von Corydendrium (nicht schematisch); ps^1, ps^2, ps^3 drei ineinander geschachtelte Perisarc-Röhren, *L* Lücken zwischen Perisarc und Ektoderm (*ekt*); *ent* Entodermrohr. *LH* Leibeshöhle; Vergrösserung 30.

findet. So sieht man auf dem Querschnitt eines Hauptastes (Holzschnitt 7) vier dickwandige Perisarc-Rohre (ps^3) die Axe bilden, die alle vier in einer dünnen gemeinsamen Hülle (ps^1) eingeschlossen sind; keines aber direkt, sondern unter Zwischenschiebung einer ebenfalls dünnen Perisarc-Hülle (ps^2), die für die Röhren *a* und *b* gemeinsam ist, während *c* und *d* je eine eigne besitzen. Um diesen Kern des Stammes lagern sich dann aussen unregelmässig dünnwandige Perisarc-Röhren an, die nur durch Verkittung fester oder lockerer mit diesem verbunden sind; sie sind von dem Schnitt nicht alle quer getroffen, ja einige sogar ganz schräg, ein Zeichen, dass sie an der Schnittstelle schon anfingen sich vom Stamm als Aeste abzulösen.

Das Perisarc lagert sich hier, wie wohl stets bei Hydroidpolypen schichtenweise von innen her an und hat ein ausgeprägt lamelläres Gefüge. An den dickwandigen Stellen zeigt es sich als feine concentrische Streifung, an andern aber oft auch durch Auseinanderweichen der feinen Blätter. (Taf. XVI. Fig. 1 u. 2). Die Ineinander-Schachtelung der Perisarc-Röhren beruht auf der eigenthümlichen Art des Wachsthums dieser Stöcke, die meines Wissens bei keinem andern Hydroid-Polypen beobachtet wurde.

Die Hydranthen sind bis an ihren Hals vom weiten Perisarc-Rohr umschlossen. Da nun die Knospe eines neuen Hydranthen wie gewöhnlich am Stiel des Hydranthen hervorsprosst, so kommt sie ins Innere des Perisarc-Rohrs zu liegen; sie durchbricht nun nicht wie bei Eudendrium und andern Formen an der Stelle, an welcher sie hervorwächst, das Perisarc-Rohr, sondern wächst innerhalb desselben in die Höhe, um erst an der Spitze desselben nach aussen hervorzutreten. Da nun aber ein jeder neue Hydranth sein eignes Perisarc-Rohr um sich ausscheidet und zugleich der primäre Hydranth fortfährt in seinem Umkreis Perisarc abzuscheiden, so kommen also innerhalb des primären Perisarc-Rohrs nun zwei neue sekundäre zu liegen. Setzt sich dann die dichotomische Knospung weiter fort, treibt jeder der beiden Hydranthenstiele wieder einen Seiten-Hydranthen, so werden möglicherweise vier tertiäre Perisarc-Hüllen von zwei sekundären und einer primären umgeben sein.

Es ist aber leicht zu sehen, dass diese Einschachtelung ihre Grenzen haben muss, denn die primäre Hülle reicht nur so weit aufwärts, als sie beim Eintritt der ersten Gabelung bereits gebildet war, alle Gabelungen, welche höher oben stattfinden, können von ihr nicht mehr eingeschlossen werden. Nun findet aber die Knospung nicht unregelmässig bald hier und bald dort statt, sondern nach bestimmtem Gesetze an einer ganz bestimmten Stelle, nämlich am Hydranthenstiel, d. h. zwischen dem Ursprung desselben von einem älteren Hydranthen oder Ast und seinem Ende am Halse des Hydranthen. Somit müssen also neue Hydranthen im Laufe des Wachsthums immer weiter nach oben entspringen, und schon die dritte Gabelung wird nicht mehr innerhalb der primären Perisarc-Hülle stattfinden. So erklärt es sich, dass man in den dicken Hauptstämmen keine Einschachtelungen höherer Ordnung findet als in den Seitenästen dicht unter der Spitze. Die grössere Dicke der Stämme rührt nicht von Einschachtelungen, sondern einmal von der mit dem Alter stets zunehmenden Dicke der innersten Perisarc-Röhren her, andrerseits von der Anlagerung (Appositio) zahlreicher weiter, unten schon aus der gemeinsamen Umhüllung ausgetretener Perisarc-Röhren.

Die Seitenäste bestehen an der Stelle, an welcher sie sich vom Stamm ablösen nicht selten nur

aus einem einzigen Coenosarc-Rohr mit einfachem Perisarc, sehr bald aber gabelt sich dieses zum zweiten Mal und nun bilden die vier beinahe parallel nebeneinanderlaufenden Coenosarc-Rohre einen fasciculirten Stengel, dessen einzelne Glieder sich noch weiter theilen können und früher oder später in Hydranthen auslaufen (Taf. XIV, Fig. 1). Man sieht auf der Abbildung, wie sich schliesslich das Bündel von Röhren auflöst, doch so, dass meist zwei oder drei Hydranthen, miteinander verwachsen bleiben. Selten endet eine vom Ast abgelöste Röhre (Fig. 1, links) mit einem einzigen Hydranthen. Der Grund dieser eigenthümlichen Verzweigung liegt darin, dass jeder Hydranth zunächst wieder die Tendenz hat eine Knospe an seinem Stiel hervorzutreiben; solange diese sich zum Hydranthen entwickelt muss sich also an einem abgezweigten Hydranthen immer sehr bald wieder ein zweiter einfinden, der zunächst eng mit ihm verbunden bleibt, da er ausser von seinem eignen auch noch vom gemeinsamen Perisarc eingeschlossen wird, und dessen Köpfchen dicht neben dem des andern steht, obgleich er höher oben am Stock hervorgewachsen ist.

Eine Grenze findet dieses Wachsthum, sobald die Hydranthen anstatt der Hydranthenknospen Geschlechtsknospen hervortreiben, wie dies weiter unten dargestellt werden soll.

Die Hydranthen von Corydendrium sind — wie der Name schon andeutet — keulenförmig und enden in einem nicht langen, aber sehr muskulösen Rüssel, der eine ungemeine Erweiterungsfähigkeit und Beweglichkeit besitzt. Ich habe öfters gesehen, dass er sich vollständig nach aussen umstülpen kann, so dass sein umgekrempelter Rand die oberen Tentakel überdeckt und nach abwärts umschlägt. Auch *Cavolini* muss dies schon beobachtet haben, wie seine Abbildung 10 auf Taf. VI beweist, wenn er auch den Vorgang nicht recht erkennen konnte und die Umkrempelung für eine blosse Contraction nahm; die zurückgebogene Stellung der obersten Tentakel auf seiner Figur zeigen deutlich, dass hier der freie Rand des Hypostoms sie einklemmte.

Ich unterscheide am Hydranthen den Stiel (*Hst*) mit seinem obersten Abschnitt der Cambium-Zone (*camb*), den Hals (*H*) und das Köpfchen (*K*, Taf. XIV, Fig. 1). Den Stiel rechne ich von der letzten Gablung an. Als Cambium-Zone [1]) bezeichne ich das kolbig angeschwollene obere Ende des Stiels, welches sich durch die ausserordentliche Länge seiner schmalen, wasserklaren Entodermzellen auszeichnet. Der kleine Kern dieser Zellen liegt stets am freien Ende derselben und ist oft von Nahrungspartikeln umgeben (Taf. XIV, Fig. 3, *camb*). Zahlreiche Haftzipfel des Ektoderms befestigen die Cambium-Zone an das Perisarc-Rohr.

Das Köpfchen ist mit vier- bis achtundzwanzig ungeknöpften Tentakeln besetzt, die scheinbar ganz unregelmässig stehen, in Wahrheit aber wohl in einer Spirale angeordnet sind; die untersten sind die kürzesten und jüngsten.

B. Feinerer Bau.

Das Coenosarc, mit welchem auch die Hydranthenstiele im histologischen Bau übereinstimmen besitzt ein Ektoderm von sehr wechselnder Dicke, an einer Stelle besteht dasselbe aus einer Masse übereinander geschichteter Zellen, an einer andern ist es dünn. An letzteren besteht es aus grossen, wasserklaren Epithelzellen, die die Oberfläche allein bilden und von der Fläche gesehen als scharfe,

1) Anm. Die Bezeichnung Cambium-Zone habe ich *van Beneden* entlehnt, der bei den Blastostylen von Hydractinia die Zone zwischen der Spitze und der Keimzone als région cambiale bezeichnete. Auch dort sind es die langen, schmalen Entodermzellen, welche der Zone ihren eigenthümlichen Charakter verleihen. Seitdem ich Hydractinia aus eigener Anschauung kennen gelernt habe, ist es mir freilich zweifelhaft geworden, ob hier eine wirkliche Homologie und nicht eine blosse Analogie vorliegt.

polygonale Felderung erscheinen. Spärliches Protoplasma umgibt den Kern von 0,005—0,006 Mm. und zieht sich spinnwebartig in Fäden gegen die Wände hin, feine dunkle Körnchen hier und da einschliessend. Mit ihrer Basis stehen diese Epithelzellen auf der Stützmembran auf. Ein solches Ektoderm findet sich z. B. an den aus dem Perisarc-Rohr hervorstehenden Gonophoren (Taf. XV, Fig. 4, *ekt*). Innerhalb des Perisarc-Rohrs aber ist das Ektoderm meist geschichtet und besteht ausser den schon beschriebenen grösseren Epithelzellen, aus einer Masse sehr kleiner, unregelmässig polygonaler, mit einem kleinen Kern (0,003 Mm) versehener Zellen. Einzelne, zuweilen auch sehr viele derselben enthalten kleine, länglich-ovale Nesselkapseln, wie sie ganz ebenso auch in den Tentakeln vorkommen. Je massenhafter diese „interstitiellen Zellen" auftreten, um so mehr verdrängen sie die Epithelzellen und an vielen Stellen erfüllen sie das ganze Ektoderm, so dass nur der grössere Kern die eigentlichen Epithelzellen noch erkennen lässt. An Stellen, an welchen die interstitiellen Zellen weniger dominiren, wenn sie auch immer noch sehr zahlreich sind, drängen sie sich von der Tiefe her zwischen den Epithelzellen aufwärts bis gegen die Oberfläche hin, an Masse und Mächtigkeit allmälich abnehmend. Sie gewähren dann in der Flächenansicht das Bild netzförmiger Anordnung, indem die grossen Epithelzellen zwischen ihnen als Maschen der kleinzelligen Fäden des Netzes erscheinen. Nahe der Oberfläche sind die Maschen so gross, dass sie beinah ineinander fliessen, je tiefer man aber den Tubus senkt um so dicker werden die Zellstränge und um so kleiner die Maschenräume. Auf Längsschnitten sieht man dementsprechend die Massen der interstitiellen Zellen als spitze Kegel die mit ihrer Basis der Stützmembran aufsitzen.

Sehr ausgebildet ist bei Corydendrium die Einrichtung der „Haftzipfel", jener Fortsätze des Ektoderms, mittelst deren die Weichtheile des Polypenkörpers sich am Perisarc befestigen. Hunderte von solchen vergänglichen, und wie ich früher schon gezeigt habe [1]) aktiver, amöboider Bewegung fähigen Fortsätze werden von den Gonophoren (Taf. XV, Fig. 2, *Hz*), der Cambium-Zone (Fig. 1) oder dem Hydranthenstiel (Fig. 1, *Hst*) ausgesandt, bald in Form feinster Fäden, bald als breitere Zipfel und Platten.

Das Entoderm besteht überall, wo nicht Keimzellen sich entwickeln aus einer einzigen Lage von geisseltragenden Epithelzellen. Im Köpfchen des Hydranthen und in der Cambium-Zone können dieselben von bedeutender Länge sein, in der Keimzone aber und im ganzen übrigen Hydranthenstiel und dem gesammten Coenosarc-Rohr sind sie ziemlich kurz. Von dem Bekannten Abweichendes bieten sie nur in sofern dar, als nicht selten zwischen ihnen Zellen liegen, die von ganz andrer Natur zu sein scheinen. Während der Zellkörper gewöhnlicher Entodermzellen wasserklar ist und nur vom Protoplasmanetz durchzogen wird, haben diese Zellen einen ganz compakten, homogenen Körper, der sich stark tingirt. In Grösse unterscheiden sie sich nicht, aber der ovale Kern ist ein Wenig grösser und meist dunkler tingirbar. Ich habe diese Zellen zuerst nur bei Männchen gefunden und da sie

1) Zool. Anzeiger 1881, Nr. 75. Die Bewegungen dieser Haftzipfel sind schon von *Reichert* sehr eingehend studirt worden (Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin 1866). Da er sie aber hauptsächlich nur als Beleg zu seiner Ansicht verwandte, dass das Ektoderm der Hydroiden nicht aus Zellen, sondern aus Sarcode bestehe, so kam es, dass mit der Widerlegung dieser freilich gänzlich verfehlten Auffassung das Richtige seiner Beobachtungen, d. h. die aktiven Bewegungen der Haftzipfel in Vergessenheit geriethen, trotzdem auch später noch amöboide Bewegungen an Ekto- und Entodermzellen von Siphonophoren von *Claus* gelegentlich erwähnt wurden (Arbeit. Wien. Zool. Instit. Bd. I u. a.). Wie wenig die *Reichert*'schen Beobachtungen Gemeingut geworden, sieht man am besten aus dem *Leuckart*'schen Jahresbericht vom Jahr 1866, in welchem zwar die Behauptung *Reichert's* erwähnt wird, dass sich die „völlig homogene Masse (des Ektoderm's) in Knötchen und Wülste erhöbe, die sich mitunter sogar in förmliche Pseudopodien auszögen" und unter Anderm auch die *Kölliker*'schen Muskelfasern vertäuschten — allein von einer Constatirung der beobachteten Bewegungen als einer neuen und interessanten Erkenntniss wird Nichts gesagt.

dort in grosser Zahl dicht unterhalb der Keimzone das Entoderm erfüllten, so hielt ich sie für die Stemmzellen der Spermatoblasten und brachte sie in Verbindung mit der Fortpflanzung. Auf Taf. XIV, Fig. 4 sind sie deshalb noch mit *uei* bezeichnet. Diese Plasmazellen — wie ich sie vorläufig nennen will — haben indessen Nichts mit Sexualzellen zu thun, wie ich mich später an Schnitten überzeugte; sie sind möglicherweise Drüsenzellen, jedoch möchte ich mich dafür nicht bestimmt aussprechen, weil ihr Vorkommen nach Vertheilung und Zahl so ausserordentlich wechselnd ist, dass man auf die Vermuthung geführt wird, es möchten nur physiologische Zustände gewöhnlicher Entodermzellen sein, also etwa Entodermzellen, die durch völlige Assimilirung reichlicher Nahrung momentan einen homogenen Zellkörper gebildet haben. Sie liegen nicht, wie die Sexualzellen unter den Epithelzellen, sondern stehen in Reih' und Glied mit ihnen und begrenzen wie sie die Leibeshöhle. Ich glaube Uebergänge von ihnen zu den gewöhnlichen Zuständen der Entodermzellen gesehen zu haben, Zellen mit ähnlichem Körper, in dem man aber kleine blasige Vacuolen bemerkte, bald nur wenige, bald auch so viele, dass die ganze distale Hälfte der Zelle ein schaumiges Aussehen gewann. Von diesen vacuolenhaltigen Zuständen führen dann Uebergänge zu Zellen deren Körper ganz mit Nahrungs-Theilen, Körnchen und kleinen Ballen von Pigment angefüllt sind und ich möchte annehmen, dass diese drei physiologischen Zustände in umgekehrter Reihenfolge auseinander hervorgehen. Die „Plasmazellen" finden sich im ganzen Coenosarcrohr, aber in sehr verschiedener Anzahl; sie sind manchmal an einer Stelle so häufig, dass mehrere von ihnen nebeneinander stehen, oder dass sie auf dem Schnitt mit gewöhnlichen Entodermzellen alterniren, in vielen Fällen aber fehlen sie ganz oder sind nur einzeln hier und da zu finden.

Was die Muskulatur betrifft, so besitzt das Köpfchen des Hydranthen überall die bekannte longitudinale Faserschicht auf der Aussenfläche der Stützlamelle, auf der Innenfläche derselben aber jene entodermale Kreisfaserschicht, deren Anwesenheit ich am Rüssel von Eudendrium zuerst nachwies, damals aber schon als „wahrscheinlich allen Hydroidpolypen zukommend" bezeichnete [1]). Seither ist dieselbe durch *Hamann* [2]) bei Tubularia und allen mit „Taeniolen" versehenen Polypen gefunden worden und *Jikeli* [3]) hat diese Zellen kürzlich von Eudendrium eingehend beschrieben und im isolirten Zustand abgebildet. Bei Corydendrium ist sie sehr stark entwickelt, wie denn auch die „Taeniolen", jene „regelmässigen, radiär angeordneten Längswülste", welche „auf dem Querschnitt als vier-, fünf- oder sechsstrahlige Rosetten" erscheinen in schönster Ausbildung hier auftreten. Ihre Bedeutung liegt wohl einerseits darin, dass durch die Einfaltung des Entoderms zu Längswülsten eine bedeutend grössere Zahl von Zellen und damit auch von Muskelfasern Platz bekommt und weiter noch darin, dass die Faltenbildung eine bedeutende Erweiterung des Rüssels gestattet.

III. Fortpflanzung.

Ueber die Fortpflanzung von Corydendrium ist bisher nichts Sicheres bekannt geworden. *Cavolini* hat zwar auch hiervon manches ganz richtig gesehen, aber theils sind seine Deutungen irrig, theils auch haben seine Abbildungen falsche Auffassungen veranlasst.

So sagt *Allman*: „that it produces phanerocodonic gonophores there can be us doubt from Carolini's description and figures, though the Neapolitan zoologist takes them for budding hydranths".

---

1) Mittheil. Zool. Station Neapel Bd. III, p. 2.

2) „Organismus d. Hydroidpolypen". Jena 1882.

3) „Ueber den histologischen Bau von Eudendrium und Hydra" Morph. Jahrbuch Bd. VIII, 1882.

Dennoch verhält es sich nicht so, Corydendrium bringt keine Medusen hervor ja nicht einmal medusoide Gonophoren und die sonderbar gestalteten kleinen Knospen, welche *Cavolini* auf Tab. VI Fig. 11, *c* abbildet, müssen — falls sie nicht etwas ganz Fremdartiges sind — wirklich Hydranthenknospen sein. In der That entstehen diese auch so, dass die Beschreibung *Cavolini's* sich ganz wohl damit vereinigen lässt. Die Hydranthenknospen entspringen nämlich — wie oben schon gesagt wurde — ziemlich weit unten am Stiel eines Hydranthen, also innerhalb des Perisarc-Rohrs und schieben sich dann durch ihr Wachsthum allmälig bis zur Mündung des Rohrs empor; inzwischen aber haben sie selbst schon ein neues Perisarc um sich gebildet, welches die ganze Knospe sammt Rüssel und Tentakel-Anlagen einhüllt und in dieser Gestalt brechen sie aus der Mutterröhre hervor. Damit stimmt es, wenn *Cavolini* die „beschriebenen Organe in einer Art von Hülle, welche von der äussern Haut gebildet wird hervorkommen" sieht. Die Abbildung ist freilich kaum von irgend einer Aehnlichkeit (a. a. O. Taf. VI, Fig. 11, *c*).

Ueber die Fortpflanzung berichtet *Cavolini*: „In der Mitte August bemerkte ich, dass einige Stiele keine Polypen hatten, sondern sich wie abgeschnitten endigten und dass andre, eben so gestaltet, am Ende mit einer Gruppe rother Eier versehen waren"; „mit dem Mikroskop fand ich zu meinem Erstaunen, dass das rothe Mark, welches den Körper der Polypen selbst ausmacht und sich in die Schösslinge fortsetzt, sich in eine Reihe rother Eier verwandelt hatte, die noch in eine Art von Haut, nämlich die äussere Haut des Polypen, die indessen noch von der hornigen Scheide bedeckt wird, eingeschlossen waren. Unter 2 oder 3 von jenen aneinander liegenden Markfäden (Coenosarc-Röhren) fand ich einen, worin die Eier noch ganz in der Röhre zusammengeschoben lagen, und andre, wo sie hervorgedrungen, sich auswendig um die Mündung herumgesetzt und das Mark tief unten stehen gelassen hatten. Wir sehen aus dieser Thatsache, dass der Körper des Polypen selbst sich in diese Eier gestaltet und dass diese also sich von kleinen Stückchen eines solchen Polypen nicht unterscheiden. Hieraus erklärt sich die Leichtigkeit, womit diese Polypen sich fortpflanzen; hieraus geht hervor, warum sie keiner Befruchtung bedürfen und warum die Eier mancher unter ihnen die eigenthümlichen Funktionen entwickelter Embryonen verrichten können" (p. 84 u. 85).

Obgleich *Cavolini* auch noch die Entwicklung dieser Eier zu jungen Hydranthen beschreibt, so bezweifelt doch *Allman* [1]) sehr entschieden die Richtigkeit seiner Beobachtung und hält die Körper, welche *Cavolini* für Eier nahm, eher für parasitische Organismen, die mit dem Hydroidpolypen in keiner genetischen Beziehung stehen. In der That wäre ja auch eine solche Verwechslung bei den damaligen Mikroskopen sehr möglich und sehr verzeihlich gewesen und die ungeschlechtliche Entstehung von Eiern durch Zerspaltung des Polypenkörpers klingt so sonderbar, dass *Allman's* Zweifel völlig gerechtfertigt erscheinen [2]).

Dennoch hatte *Cavolini* wirklich Eier von Corydendrium in jenen rothen Körpern vor sich. Sie entstehen freilich anders als er meinte, entwickeln sich auch nicht ohne Befruchtung, liegen aber wirklich in den Endstücken der Perisarc-Röhren. Die Sache ist einfach die, dass Corydendrium Go-

1) Tubular. Hydr. p. 263.

2) Anm. Derselbe schwächt dieselben in einer Anmerkung etwas ab, indem er *Cavolini's* Beobachtung von Ei-artigen Körpern mit den Angaben von *Schultze* und *Quatrefages* zusammenhält, welche bei Cordylophora und Hydractina Eizellen im Coenosarc gesehen haben. Nun entstehen allerdings bei Corydendrium die Eizellen im Coenosarc, dennoch aber hat sie *Cavolini* dort nicht gesehen, da sie dann nur mit guten Vergrösserungen zu sehen sind, wie sie seiner Zeit nicht zu Gebote standen. Er sah sie vielmehr — wie aus dem Folgenden hervorgeht — erst, nachdem sie längst zu makroskopisch oder doch mit schwacher Vergrösserung sichtbaren Eiern herangewachsen waren und nicht mehr im Coenosarc lagen.

nophoren hervorbringt, welche innerhalb des Perisarc-Rohrs liegen und zwar sowohl männliche, wie weibliche. Die Stöcke sind getrennten Geschlechts; bei beiden Geschlechtern entsteht zu gewisser Zeit je ein Gonophor an jedem Hydranthen und zwar entspringen dieselben an derselben Stelle, an welcher auf einer früheren Entwicklungsstufe des Stockes Hydranthenknospen sich bilden, d. h. am Hydranthenstiel, ungefähr in der Mitte seiner Länge. Sie wachsen dann nach vorn bis an die kropfförmig angeschwollene Cambium-Zone des Hydranthen. Da aber zugleich auch die Hydranthen noch erheblich in die Länge wachsen, so haben die Gonophoren reichlich Platz, sich auszudehnen und bleiben deshalb bis kurz vor der Reife ihrer Produkte im Perisarc-Rohr liegen, in dem sie entstanden sind. Unter dem Schutze des älterlichen Perisarc's reifen die Geschlechtsprodukte heran; dann erst durchbrechen sie dasselbe und treten neben dem Polypenköpfchen frei hervor, wie des Näheren weiter unten angegeben werden soll.

Die Geschlechtszellen entstehen nicht in den Gonophoren, sondern im Coenosarc und wandern von da, theils aktiv, theils passiv in die Gonophoren-Knospe ein. Die Ursprungsstätte der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen ist der Stiel des Hydranthen und zwar beginnt die Keimzone hier unmittelbar unter der Cambium-Zone, genau an derselben Stelle, wie bei Eudendrium racemosum, bei welchem nur die „Cambium-Zone" nicht so ausgesprochen entwickelt ist, und erstreckt sich mehr oder weniger weit nach abwärts. Beiderlei Geschlechtszellen differenziren sich im Entoderm, ihre Keimstätte ist eine entodermale.

A. Entstehung und Reifung der Eizellen.

Zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung enthalten schon die geschlossenen, noch im Perisarc-Rohr liegenden Knospen von Hydranthen den Beginn der Eibildung in ihrer Keimzone, und an jungen, eben aus dem gemeinsamen Perisarc-Rohr hervorgetretenen Hydranthen fand ich immer schon wohl entwickelte, oft sogar schon recht ansehnliche Eizellen (Taf. XV, Fig. 1). Dieselben sind nicht blos auf den Abschnitt des Hydranthenstiels beschränkt, der unmittelbar auf die Cambium-Zone folgt, sondern erstrecken sich meist ziemlich weit abwärts, oft bis zum Ursprung des Hydranthen hinab. Am dichtesten liegen sie aber immer in der obern Hälfte des Stiels und diese wird somit als die eigentliche Keimzone zu bezeichnen sein.

Die Entstehung der Eizellen lässt sich hier sehr gut verfolgen, am besten auf Schnitten, aber auch an gefärbten Hydranthen, die man von ihrem Perisarc befreit hat.

An Letzteren sieht man bei Einstellung auf die Fläche des Entoderms, dass die Zellen desselben in Grösse und Beschaffenheit bedeutende Unterschiede zeigen. Die eigentlichen, epithelialen Zellen sammt ihrem kleinen, ovalen Kern zeigen sich meist nur schwach gefärbt (Taf. XIV, Fig. 9, *ent*); zwischen ihnen finden sich dann ähnliche Zellen, deren Kern aber stärker gefärbt ist und deshalb sofort ins Auge fällt (Fig. 9, *K*), sodann Zellen derselben Grösse mit gefärbtem protoplasmareichen Körper und dunkel gefärbtem Kern (*uei*). Zwischen diesen Letzteren in der Differenzirung begriffenen Keimzellen [1]) und den eigentlichen Eizellen (*ov*) lassen sich leicht alle Uebergänge auffinden. Die Differenzirung zu Eizellen scheint sonach zuerst am Kern sichtbar zu werden, umgekehrt, als ich es später für Eudendrium racemosum zu beschreiben haben werde. Indessen habe ich öfters auch bei

1) Zur Zeit, als ich über Corydendrium arbeitete, dachte ich daran, die Bezeichnung „Ureier" für die beiderlei undifferenzirten Keimzellen zu gebrauchen, bin aber später davon zurückgekommen. Daher die Bezeichnung *uei* anstatt *kz* auf den Figuren von Taf. XV.

Corydendrium Zellen mit homogenem Protoplasma-Körper gefunden, deren Kern noch ganz so unscheinbar war, wie bei den umgebenden Epithelzellen des Entoderms.

Soweit wird man durch die Flächenbilder geführt und wäre man auf sie allein angewiesen, so würde man nicht zweifeln, dass die Eizellen durch Differenzirung eines Theils der Entodermzellen sich bilden. In der That war ich lange Zeit dieser Meinung, und Zweifel daran sind mir erst dann ernstlich aufgetaucht, als mich die Endresultate meiner Hydroidenstudien noch einmal auf das Studium der Schnitte von Corydendrium verwiesen. Ich hatte inzwischen die Erfahrung gemacht, dass überall, wo bei Hydroiden Keimzellen im Entoderm vorkommen, sie immer unter den Epithelzellen liegen und niemals die Leibeshöhle begrenzen. Auch da, wo frühere, blos mit optischen Schnitten arbeitende Beobachter mit Bestimmtheit gesehen zu haben glaubten, dass geisseltragende Entodermzellen sich zu Eizellen differenzirten, indem sie sich von der Leibeshöhle zurückzogen, hatte sich mir diese Ansicht als irrig erwiesen (Hydractinia); auch hier lagen die Zellen, welche sich zu Eizellen differenzirten von Anfang an unter den Epithelzellen. Sollte es bei Corydendrium anders sein?

Erneute Untersuchung an Längs- und Querschnitten bewies die Berechtigung dieser Zweifel, sie lehrte, dass auch hier die zukünftigen Eizellen stets unter den Epithelzellen liegen. Die Letzteren sind niedrig in der ganzen Keimzone und dem untern Theil des Hydranthenstiels und überall streng einschichtig, ausser an Stellen, an welchen sich Eizellen bilden. An solchen liegen, zuerst noch einzeln, später in grösserer Zahl, jene oben beschriebenen dunkelkernigen Zellen unter einer dünnen membranähnlichen Zellkörperschicht, welche die beiden benachbarten Epithelzellen über sie ausspannen und sie dadurch von der Leibeshöhle abschliessen. So bleibt es während der Differenzirung zur Eizelle, nur dass die Epithelschicht über der Keimzelle dicker wird und aus selbstständigen Zellen besteht (Taf. XIV, Fig. 2).

In dem stark wachsenden obern Theil des Hydranthenstiels und ebenso in der Spitze junger Gonophoren findet man die Entodermzellen in starker Vermehrung, mehrere Zellen lagern sich übereinander, so dass das Entoderm aus vier bis fünf Zelllagen geschichtet erscheint (Taf. XV, Fig. 1, Taf. XIV, Fig. 2). Einzelne dieser Zellen wenigstens werden im Hydranthenstiel zu Eizellen, und sie unterscheiden sich von den übrigen so wenig, dass sie sich nicht im Voraus als solche erkennen lassen. Hat aber einmal die Differenzirung begonnen, dann zeigt es sich immer, dass es solche Zellen sind, die unmittelbar auf der Stützlamelle liegen.

Mögen nun diese Keimzellen trotz des so täuschenden Anscheins doch von ektodermaler Abstammung sein, jedenfalls besteht eine starke Vermehrung der eigentlichen Entodermzellen behufs des starken Wachsthums der betreffenden Körperabschnitte und es liegt sehr nahe, anzunehmen, dass auch die Keimzellen aus dieser Wucherung hervorgehen. Dennoch kann ich mich nicht mit Bestimmtheit dafür aussprechen, denn manche Umstände deuten darauf hin, dass die Eizellen aus eingewanderten Ektodermzellen herstammen. Einmal der schon angeführte Grund, dass die Keimzellen, auch ehe sie noch vollständig differenzirt sind, schon unter den Epithelzellen liegen und zwar auch an einschichtigen Stellen des Entoderm-Rohrs. Dann aber die starke Wucherung des Ektoderms in der ganzen Keimzone und die auffallende Aehnlichkeit vieler Kerne des Ektoderms mit den Kernen der noch undifferenzirten Keimzellen. Von einem Beweis sind freilich diese Indicien noch weit entfernt und man kann nur sagen, dass die Möglichkeit ektodermaler Abstammung der Keimzellen nicht ausgeschlossen werden kann.

Die Eizellen, welche sich im Entoderm der Keimzone differenzirt haben, erreichen nicht an Ort und Stelle ihre Reife, sondern wandern in ein Gonophor ein, welches früh schon als eine Hohl-

knospe vom Hydranthenstiel entspringt. Oft allerdings glaubt man die reifenden Eier im Hydranthen selbst liegen zu sehen, dies ist jedoch Täuschung, dadurch hervorgerufen, dass das Gonophor sich dem dünneren Hydranthenstiel dicht anlagert und denselben so in gewissen Lagen verdeckt; es wird immer ein Gonophor gebildet. Dasselbe stellt einen einfachen, cylindrischen vorn abgerundeten Schlauch dar, der nur aus den beiden Leibesschichten besteht und keinerlei Anklang an Medusenbau aufweist (Taf. XIV, Fig. 2). Die schon ziemlich grossen Eizellen wandern allmälich ein, in dem Mass, als das Gonophor wächst und Platz bietet. Das Gonophor erreicht mit seiner Spitze bald die Cambium-Zone und nun verjüngt es sich an seiner Ursprungsstelle und zieht sich dort zu einem dünnen, drehrunden Stiel aus. Dieser wächst seinerseits auch in die Länge und zwar rascher, als der Hydranth, so dass er sich meist Sförmig krümmen muss (Taf. XV, Fig. 2, *Gst*) und nun offenbar wie eine Feder wirkt, indem er die Spitze des Gonophor's nach oben drückt.

Um diese Zeit bilden sich weder in der Keimzone, noch im Gonophor neue Eizellen, im Gegentheil es schwinden sogar diejenigen, die dort zurückgeblieben waren. Während anfänglich hundert und mehr Eizellen der verschiedensten Grösse die Keimzone erfüllten, verschwinden sie jetzt dort alle und auch im Gonophor kommen nur wenige zur Reife, oft nur vier oder fünf, meist acht oder zehn, wohl selten über zwölf. Der Schwund der Eizellen der Keimzone vollzieht sich während der Zeit des grössten Wachsthums der Gonophoren-Eizellen; er erfolgt nicht durch Zerfall, sondern durch allmälige Auflösung, ganz wie bei Coryne, Tubularia, Pennaria und andern Hydroiden, welche Nährzellen besitzen. Von einem Fressen der Eizellen kann ohnehin hier nicht die Rede sein wegen der räumlichen Entfernung der Eier von den Nährzellen; denn dass die sich lösenden Eizellen der Keimzone in diesem Sinne aufzufassen sind unterliegt wohl keinem Zweifel, trotzdem Eizellen und Nährzellen sich hier nicht unmittelbar berühren. Das Gonophor entspringt aber von der Keimzone und das gelöste Protoplasma der Nährzellen kann ihm von der Leibeshöhle der Keimzone aus leicht zugeführt werden.

Die Reifung und der Austritt der Eier erfolgen in recht ungewöhnlicher und merkwürdiger Weise. Eier und Gonophor wachsen immer stärker, in Ersteren sammelt sich feinkörniger Dotter an, und da ein jedes Ei die Entodermwand des Gonophors stark nach innen vortreibt (Taf. XV, Fig. 2), so bildet es sich dadurch einen förmlichen Follikel (*F*), in dem es wie in einem Sack drin liegt. Bei starker Vergrösserung erkennt man, dass dieser Sack auch gegen die Stützlamelle zu vollständig geschlossen ist. Es spannt sich nämlich eine sehr feine aber kernhaltige Membran als basale Fortsetzung des Follikels über die Stützlamelle hin und trennt so das Ei von derselben (Taf. XV, Fig. 3, *F*).

Nach den oben erwähnten Abbildungen und Angaben *Cavolini*'s hatte ich erwartet, während der Reifung des Gonophors würde der Hydranth absterben, die Gonophoren-Wand zerfallen; dann würde die Befruchtung erfolgen und unter dem Schutze des mütterlichen Perisarcs die Eier die Embryonalstadien durchlaufen, um dann als Planula-Larven auszuschwärmen. *Cavolini*'s rothe, eiartige Körper, welche reihenweise im Innern leerer Perisarc-Röhren liegen (a. a. O. Taf. VI, Fig. 12), gaben zu solchen Vermuthungen Anlass. Allein seine Beobachtungen sind ganz anders zu deuten: Das Gonophor, durch seinen federartig gekrümmten, immer noch wachsenden Stiel nach oben gedrängt, zwängt sich am Hals des Hydranthen vorbei und bricht nach aussen durch.

Es treibt dabei eine immer dünner sich ausziehende Perisarc-Schicht vor sich her. Ob dann später der Hydranth abstirbt, kann ich nicht bestimmt sagen, doch habe ich öfters bei durchgebrochenen Gonophoren den dazu gehörigen Hydranthen vermisst, während sein Stiel noch vorhanden war (Taf. XV, Fig. 3 u. 4). In andern Fällen aber war das Fehlen desselben nur scheinbar und beruhte darauf

dass er inzwischen gewachsen und sein eignes Perisarc-Rohr getrennt von dem des Gonophors gebildet hatte (Taf. XV, Fig. 5, *Gph* u. *HyA*). Das Gonophor scheidet nämlich bei seinem Hervorbrechen ebenfalls eine Perisarc-Schicht aus. Zuerst ist diese allerdings noch sehr dünn (Fig. 3), später aber bekommt sie eine ansehnliche Dicke und Resistenz (Fig. 5, *ps*).

Wenn das Gonophor zu etwa drei Viertel seiner Länge hervorgewachsen ist, bildet sich an seiner Spitze eine Oeffnung, durch welche die Eier eines nach dem andern hinauskriechen. Dort angekommen wandern sie noch eine kleine Strecke auf der Aussenfläche des Gonophors hin, um sich dann kuglig zusammen zu ziehen und eine derbe Dotterhaut abzuscheiden. Zugleich werden sie durch ein glasiges, homogenes Sekret, welches von den Zellen der Mundgegend ausgeschieden wird, fest an die Oberfläche des Gonophors angekittet (Taf. XV, Fig. 4, *ki*). Das oberste Ei tritt dabei zuerst aus, bleibt auch nicht auf dem Mund sitzen, sondern wandert etwas abwärts, so dass die nachfolgenden Eier Platz gewinnen. Nach dem Austritt sämmtlicher 4—12 Eier ist dann die Kuppe des Gonophors mehr oder weniger vollständig von den Eiern bedeckt (Taf. XV, Fig. 5).

Mehrere Male fand ich unter meinen Präparaten Gonophoren, aus denen zwar die Mehrzahl der Eier ausgekrochen war, aber noch eines oder zwei zurückgeblieben. Diese zeigten sich dann langgestreckt wie kriechend und hatten die Wände ihres Follikels aufs Aeusserste nach oben hin ausgedehnt. Wenn man an einem eben entleerten Gonophor die aussen aufgekitteten Eier loslöst (häufig nicht möglich ohne Verletzung des Ektoderms), so erkennt man im Innern des Gonophors ein Convolut von zelligen Strängen, die nach oben convergiren, etwa einem Pferdeschweif vergleichbar (Taf. XV, Fig. 4, *Fw*). Man sieht dann, dass diese Stränge, die Follikelwände, an ihrem Ursprung noch fest mit dem Entoderm verwachsen sind, während ihre Spitzen bis unmittelbar unter die Mündung des Gonophors reichen; dort also erfolgte der Durchbruch.

Sobald die Perisarc-Hülle, welche das Gonophor ausscheidet und auf welcher die Eier festgekittet werden, stark genug ist, um diese zu tragen, beginnen die Weichtheile der Gonophoren-Wandung sich zurückzuziehen (Taf. XV, Fig. 5, *Gph*). Ich glaube kaum, dass dies blos durch Involution der betreffenden Zellen zu Stande kommt, möchte vielmehr eine Hülfe durch Muskelwirkung vermuthen. Zerfall der Zellen der Wandung tritt überhaupt nicht dabei ein, vielmehr zerfallen nur die Follikel, die man bald als unförmliche Ballen, losgelöst vom übrigen Entoderm in der Leibeshöhle, liegen sieht. Der weiche Gonophoren-Schlauch zieht sich schliesslich vollständig in das primäre Perisarc-Rohr zurück. Seine ferneren Schicksale konnte ich aus Mangel an älterem Material nicht weiter verfolgen; vermuthlich wird er allmälig vollständig rückgebildet, so dass auf diese Weise von dem Material des mächtigen Gonophoren-Schlauchs Nichts für den Stock verloren geht.

Was den Zeitpunkt der Befruchtung und die Embryonalentwicklung angeht, so findet man in durchgebrochenen und zur Hälfte hervorgewachsnen Gonophoren die Eier noch mit Keimbläschen versehen. Sobald die Eier ausgeschlüpft sind, bildet sich die Dotterhaut um sie und die Furchung beginnt; die Kern-Metamorphose muss also wohl unmittelbar der Befruchtung vorhergehen oder mit ihr zusammenfallen; das Eindringen des Zoosperms aber wird vermuthlich gleich nach dem Ausschlüpfen des Eies stattfinden. Vorher dürften wohl die gewaltsamen Kriechbewegungen den Befruchtungsprocess ausschliessen, nachher aber wird die Eischale gebildet, deren Härte und Dicke schwerlich mehr ein Einbohren von Samenfäden zulässt. Man findet auch in der That sehr selten Eier auf der Aussenfläche des Gonophors, die nicht schon die ersten Furchungsstadien erkennen liessen (Taf. XV, Fig. 4, *ov*). Auffallend war mir, dass an ein und demselben Stöckchen fast alle Eier in nahezu demselben Entwicklungsstadium sich befanden; man muss daraus auf eine sehr gleichzeitige Anlage und

Reifung der Gonophoren schliessen. An männlichen Stöcken fand ich dieselbe Erscheinung. Falls die weiblichen Stöcke die Anwesenheit von Sperma im Wasser wahrnehmen und darauf mit Entleerung ihrer reifen Gonophoren antworten können, leuchtet der Vortheil ein, den eine möglichst gleichzeitige Reifung der beiderlei Genitalprodukte haben muss; die Aussicht, dass die Zeugungsstoffe einander treffen, wird dadurch um Vieles erhöht.

B. Entstehung und Reifung der Samenzellen.

Auch die männlichen Geschlechtsprodukte bilden sich in einem schlauchförmigen Gonophor aus, welches in derselben Gegend wie bei den Weibchen vom Stiel des Hydranthen hervorwächst. Auch hier entstehen die Geschlechtszellen in der Keimzone des Hydranthen, d. h. in dem obern Abschnitt des Stiels, und gewöhnlich findet man auch hier schon bei Hydranthenknospen, solange sie noch im mütterlichen Perisarc-Rohr liegen, Zellwucherungen im Entoderm. Während an andern Stellen das Entoderm aus einfacher Zellenlage besteht, ist es hier geschichtet und enthält unter dem geisseltragenden Epithel kleine in starker Vermehrung befindliche Zellen, die zuerst einzeln, dann in Gruppen von zwei, vier, sechs und mehr übereinander liegen (Taf. XIV, Fig. 5, *A*). Anfänglich treten diese Zellen rund herum im ganzen Entodermrohr auf, allmählig aber — vermuthlich durch aktive Lokomotion — koncentriren sie sich auf der einen Seite desselben und im Umkreis der Stelle, an welcher sich das Gonophor bilden soll. Diese Stelle zeichnet sich dann durch besonders starke Schwellung des Entoderms aus, und es bildet sich eine nach aussen vorspringende, aber vollkommen solide Knospe (Taf. XIV, Fig. 6, *Ho*). Das Ektoderm nimmt an der Bildung derselben keinen sichtbaren Antheil, es wird nur passiv emporgehoben. Allmälig höhlt sich die Knospe aus und gestaltet sich zu einem kleinen mit dem blinden Ende nach oben gerichteten Schlauch, dem Gonophor (Taf. XIV, Fig. 7). Während dies geschieht, rückt noch eine grosse Zahl der in der Keimzone gebildeten Keimzellen mit in die Ausstülpung herein, vermuthlich auch durch eigene aktive Bewegung. Im Hydranthenstiel selbst entwickelt sich niemals Samen, und die dort etwa zurückbleibenden Keimzellen verschwinden später spurlos, ganz wie die entsprechenden Eizellen in der Keimzone der Weibchen.

Das nun folgende Wachsthum des Hodens ist ein sehr beträchtliches; obgleich ich keine völlig reifen Gonophoren vor mir gehabt habe, betrug doch die Länge der grössten unter ihnen 1,9 Mm. Sehr bald auch bildet sich ein Stiel an ihnen aus (Taf. XIV, Fig. 3, *Gst*), der ziemlich lang wird und sich wie bei den Weibchen krümmen muss, da das Gonophor rascher wächst als der Hydranth.

Bevor ich zur Schilderung der Spermatogenese weiter fortschreite, die ich mich bemüht habe, bei dieser grossen Art wenn auch nur in ihren Grundzügen kennen zu lernen, greife ich zurück auf die bisher noch nicht berührte Frage nach der Herkunft der primären Keimzellen. Entstehen dieselben durch Wucherung der Entodermzellen oder wandern sie vom Ektoderm aus ein? Der Anschein spricht durchaus für die erste Annahme, dennoch aber lässt sich die zweite nicht völlig ausschliessen. Wenn die oben erwähnten „Plasmazellen“ des Entoderms wirklich die Stammformen der Spermatoblasten wären, wie ich es längere Zeit hindurch annehmen zu müssen glaubte, dann wäre freilich der entodermale Ursprung erwiesen, denn diese Zellen sind wirkliche Entodermzellen, stehen in Reih und Glied mit den übrigen und begrenzen die Leibeshöhle (Taf. XIV, Fig. 4). Allein diese Zellen stehen, wie oben gezeigt wurde, durchaus nicht in Zusammen-

hang mit der Spermatogenese, die primären Keimzellen sind vielmehr kleine blasse Zellen, welche nur in der Keimzone auftreten und zuerst immer direkt auf der Stützlamelle liegen, bedeckt von den geisseltragenden und oft mit Nahrungskörnchen gefüllten Epithelzellen. Die Frage schärft sich demnach wie bei den Weibchen dahin zu: sind diese Zellen Theilungsprodukte der Epithelzellen oder sind sie eingewanderte Ektodermzellen? Zunächst sucht man die Entscheidung in den histologischen Charakteren der Zellen. An sehr gut gefärbten dünnen Schnitten der jungen Keimzone unterscheiden sich die primären Keimzellen von den Entodermzellen durch Zellkörper und Kern. Der Erstere trägt natürlich keine Geissel und enthält keine Nahrungskörper, der Letztere ist bei den Epithelzellen ein Wenig kleiner, constant dunkler gefärbt und enthält nur ein Kernkörperchen, bei den Keimzellen ist er heller, ein Wenig grösser, wenn auch von derselben ovalen Form und enthält vier bis sechs Nucleoli. So wenigstens an Stellen, an welchen bereits mehrere Keimzellen gehäuft liegen (Taf. XIV, Fig. 5, *C*). Fasst man aber solche Stellen ins Auge, an welchen nur eine primäre Keimzelle unter dem Epithel liegt, so findet man den Kern derselben zwar auch schon hell gefärbt, aber nur einen kleinen Nucleolus enthaltend. Genau solche Zellen mit denselben Kernen beobachtete ich an der gleichen Stelle auf der Aussenfläche der Stützlamelle, aber nur an solchen Stellen, wo innerhalb derselben die Keimzellen noch vereinzelt lagen. Die übrigen interstitiellen Zellen des meist stark geschichteten Ektoderms ähneln den Keimzellen nicht mehr als die Entodermzellen, ihre Kerne sind etwas kleiner und stets oder doch meistens dunkler gefärbt. Man könnte nun die eben angeführte Beobachtung dahin deuten, dass gewisse interstitielle Zellen des Ektoderms die Stammzellen der Keimzellen, die Ur-Keimzellen seien und kurz, ehe sie ins Entoderm durchbrächen, mit ihrer Differenzirung begännen. Im Entoderm angelangt fingen sie dann an, sich durch Theilung zu vermehren und erzeugten so jede einen der geschilderten Haufen von Keimzellen. Was mich einer solchen Auslegung geneigt macht, ist ausser den später darzulegenden allgemeinen Gründen vor Allem der Mangel von interstitiellen Zellen des Entoderms. Kämen solche an andern Stellen des Entodermrohrs vor, so läge die Möglichkeit vor, dass sie innerhalb der Keimzone sich zu Keimzellen differenzirten, allein das Entodermrohr ist streng einschichtig und nur in der Keimzone geschichtet. Je mehr ich aber den Organismus der Hydroidpolypen kennen lerne, um so unwahrscheinlicher kommt es mir vor, dass specifisch differenzirte Zellen wie die Entodermzellen sich direkt in Keimzellen differenziren sollen. Immerhin wäre es ganz wohl denkbar, dass jugendliche Entodermzellen eine solche Differenzirung erleiden könnten und dass sich durch Wucherung des Entoderms eine tiefe Lage junger Zellen bilde. Nachweisen liess sich etwas Derartiges aber nicht, und so wird denn das Endresultat dieser Untersuchung sein, dass zwar die entodermale Keimstätte zweifellos ist, dass sich aber die Herkunft der primären Keimzellen durch die Beobachtung nicht mit Sicherheit feststellen lässt.

Ueber den Verlauf der Spermatogenese kann ich noch Folgendes beibringen. Die primären Keimzellen oder Spermatoblasten vermehren sich durch Theilung und zwar — wenn ich nicht irre — durch die gewöhnliche Form der Zweitheilung. Allerdings glaubte ich in einzelnen Fällen mehrere kleinere Kerne neben einem grösseren liegen zu sehen (Taf. XIV, Fig 5 *B*, *spb*), allein ich habe später solche Formen nicht wieder finden können und bin deshalb unsicher, ob ich mich nicht getäuscht habe. Der Gedanke an die von *Lavalette*[1]) beschriebene „maulbeerförmige Kerntheilung läge sonst

1) „Archiv f. mikr. Anat." Bd. XII, p. 800 u. f. (1876).

nahe. Soviel ist sicher, dass die Zahl der Kerne immer mehr zunimmt und dass die Kerntheilung der Zelltheilung vorauseilt, in der Weise, dass jeder Spermatoblast zu einer grossen, pyramidenförmigen, viele Kerne haltenden Riesenzelle heranwächst. Bei einem Durchmesser von 0,05 Mm. enthält ein solcher Spermatoblast 60—100 Kerne in gleichmässiger Vertheilung und nun beginnt eine chemische Umwandlung in den Kernen einzutreten, die sich zunächst dadurch kund thut, dass die Kerne eine grössere Anziehung auf Farbstoffe kund geben. Während sie sich bisher nur schwach färbten, nehmen sie jetzt den Farbstoff begierig auf und bekommen schon bei Anwendung schwacher Farblösungen eine intensiv dunkle Färbung. An gefärbten Stöcken treten deshalb die reiferen Gonophoren schon bei Lupenvergrösserung stark hervor (Taf. XIV, Fig. 3). Dass es sich hier nicht etwa um zufällige Färbungs-Unterschiede handelt, wird durch solche Bilder bewiesen wie Fig. 8. Hier ist ein jüngerer Spermatoblast (*spb*) von älteren umgeben (*spb'*), die meist schon dunkelrothe Kerne besitzen; in dem jungen Spermatoblast sind nur einige in seinem Centrum liegende Kerne roth, alle übrigen aber farblos geblieben, obgleich doch an sie die Farbstoff-Lösung zuerst herankam.

Die Zahl der Tochterkerne nimmt noch weiter zu, doch scheinen sich die Kerne nur solange zu vermehren, als sie noch nicht diese hochgradige Anziehung für Farbstoffe angenommen haben; solche finden sich aber einzeln auch noch in Spermatoblasten von 0,12 Mm. Länge. Auf Schnitten (Taf. XVI, Fig. 4) bilden jetzt dieselben mächtige Pyramiden, deren Basis auf der Stützlamelle fusst, während die Spitze gegen das Lumen des Gonophors sieht, dasselbe aber nicht erreicht, sondern durch eine Lage von Epithelzellen davon getrennt wird. Ueber diesen letzteren Punkt bin ich erst spät ins Reine gekommen. In der Abbildung Fig. 4 hat es den Anschein, als erreichten die Spermatoblasten die Leibeshöhle; dies ist nicht richtig; obwohl die Epithelzellen häufig sehr niedrig sind, so fehlen sie doch niemals und bilden eine nirgends unterbrochene Lage in der ganzen Länge des Gonophors. Besonders Längsschnitte zeigen dies sehr deutlich, und meist fand ich auf ihnen die Epithelzellen mit Nahrungskörnchen erfüllt. Sie grenzen sich aber allerdings wenig scharf von den Spermatoblasten ab, wechseln auch in ihrer Länge bedeutend, so dass also die Grenzlinie zwischen ihnen und dem Spermarium nicht eine grade, sondern eine ganz unregelmässige ist; grössere Epithelzellen senken sich in die Spalten zwischen zwei Spermatoblasten ein, kleinere bedecken die abgerundeten Spitzen derselben. Da die Kerne der Spermatoblasten sich mit der Zunahme ihrer Zahl immer mehr verkleinern, so werden sie in reiferen Hoden bald von den Kernen der Epithelzellen an Grösse übertroffen, die sich ausserdem auch noch durch den Besitz nur eines Kernkörperchens unterscheiden.

Nach aussen ist das Spermarium bis zuletzt von der völlig deutlichen Stützlamelle begrenzt.

Ich habe diese Verhältnisse besonders deshalb genauer dargestellt, weil sie beweisen — was mir sonst nur noch bei einer Art vorgekommen ist (Pachycordyle) — dass es Fälle gibt, in welchen die Spermarien nicht nur im Entoderm sich differenziren, sondern dort auch ihre ganze weitere Entwicklung durchlaufen; und weiter, dass in solchen Fällen keineswegs eine stützlamellen-artige Membran zwischen Entodermrohr und Spermarium auftritt, sondern Entodermzellen und Spermatoblasten unmittelbar aneinander stossen und vielfach ineinander greifen.

Die Spermatoblasten enthalten zuletzt Hunderte von Tochterkernen, deren jeder auch jetzt noch vier bis zwölf Kernkörperchen in sich birgt. Ob diese die Zahl der aus einem Kern nebst zugehörigem Zellkörper hervorgehenden Samenfäden angeben, konnte ich nicht entscheiden, da die Gonophoren meiner Stöcke nicht völlig reif waren und ich nur einmal eine kleine Menge ausgebildeter Samenfäden an einer umschriebenen Stelle eines sonst noch nicht völlig reifen Gonophors auffand. Dabei erhielt

ich allerdings den Eindruck, als ob aus jeder Tochterzelle der Spermatoblasten ein ganzes Bündel Samenfäden hervorgehen müsse.

Die Entleerung des reifen Samens ins Wasser wird mit einem Hervorbrechen des Gonophors aus dem Perisarc-Rohr verbunden sein wie bei den weiblichen Gonophoren. Die S förmige Krümmung des Gonophoren-Stiels lässt darüber keinen Zweifel, doch befand sich an meinen Stöckchen keines schon ausserhalb des Chitinrohrs, wohl aber viele, bei denen der Durchbruch unmittelbar bevorstand (Taf. XIV, Fig. 3).

5. Coryne pusilla, *Gaertner.*

I. Allgemeines.

Das Hauptmaterial für die Untersuchung dieser Art lieferte mir die felsige Küste der Bretagne bei le Croisic. Dort kommt Coryne pusilla nicht selten in den Ebbe-Tümpeln und -Rinnsalen vor, festgewachsen auf verschiednen der grossen olivenbraunen Tange. Sie bilden dort gewöhnlich nicht sehr reich verzweigte, aber lang gestreckte, 5—10 Cent. lange Stöckchen, deren Bau offenbar dem Flottiren in dem stark ab- oder zuströmenden Fluthwasser angepasst ist, denn in den stärksten Strömungen finden sie sich am reichlichsten. Der Grösse nach würde ich sie eher für Coryne vaginata Hincks genommen haben, welche 3—4 Zoll lang wird, während für C. pusilla nur 1 Zoll Höhe angegeben wird (Hincks p. 39), allein die charakteristische Perisarc-Scheide am Hals der Hydranthen, welche zum Species-Namen „vaginata" Veranlassung gegeben hat, fehlt bei meinen Exemplaren durchaus.

Einige Jahre später dienten mir dann Coryne-Stückchen zur Nach-Untersuchung, die in Neapel auf Uferfelsen gefunden worden waren. Sie unterscheiden sich durch kräftigeren, gedrungeneren Bau von der atlantischen Form, sowie durch kleine Unterschiede in der Bildung der Eier, von denen später die Rede sein wird. Eine speciell auf die Systematik gerichtete Untersuchung wird vielleicht eine neue Art darauf gründen, einstweilen will ich sie nur als C. pusilla, var. napolitana bezeichnen. Coryne-Arten sind bisher nur selten im Mittelmeer angetroffen worden; Coryne pusilla Gaertner wird von *Heller* für das adriatische Meer angegeben (Venedig und Lesina); *Allman* entdeckte eine neue Art, C. caespes, in dem Meerbusen von Spezia.

Die Architektonik der streng diöcischen Stöckchen beruht auf dichotomischer Verzweigung, die dadurch zu Stande kommt, dass der erste, aus dem Ei gekommene Hydranth in der Knospungszone seines Stiels (Hydrocope) je eine Hydranthenknospe alternirend nach rechts und links hervortreibt. Die Knospungszone liegt etwa um die Länge eines Hydranthen-Köpfchens unterhalb des Halses am Stiel und das Knospungsvermögen des ersten Hydranthen erschöpft sich nicht, solange der Stock lebt. Das Wachsthum der Kolonie erfolgt also nach dem in der Einleitung entwickelten Gesetz der subterminalen Knospung, und der knospende terminale Hydranth ist ein Haupthydranth, bleibt an der Spitze des Stockes und producirt keine Gonophoren. Ich habe wenigstens nur dann eine scheinbare Ausnahme von dieser Regel gesehen, wenn der ursprüngliche Haupthydranth durch Zufall zerstört worden war und nun ein jüngster Seitensprössling an seine Stelle trat: Dieser war dann aber auch leicht an seiner Kleinheit als eingeschoben zu erkennen, während der ächte Haupthydranth immer durch besondere Grösse ausgezeichnet ist. Es scheint, dass in jeder Kolonie nur ein Haupthydranth

ist und dass die Spitzenhydranthen der Seitenäste nicht, wie z. B. bei Eudendrium und Pennaria, ebenfalls die Rolle eines sterilen Hauptthydranthen übernehmen, wenigstens fand ich an ziemlich langen, mit fünf Seitenhydranthen zweiter Ordnung besetzten Seitenästen den terminalen Hydranthen mit Gonophoren beladen. Nur in Bezug auf das Wachsthum spielen die Spitzen-Hydranthen der Seitenzweige dieselbe Rolle wie der Spitzenhydranth des Stammes.

Blastostyle kommen bei Coryne nicht vor, vielmehr tragen die Hydranthen selbst die Gonophoren und zwar sprossen dieselben einzeln, aber in grösserer Anzahl unmittelbar über der Basis der Tentakeln auf der proximalen Hälfte des Köpfchens hervor.

Meine atlantischen Stöckchen waren im August und September mit Gonophoren beladen, die neapolitanischen Mitte Februar.

Wegen der histologischen Verhältnisse kann ich auf die Untersuchungen von *F. E. Schulze* an Syncoryne Sarsii verweisen; die Gattungen Coryne und Syncoryne unterscheiden sich nur dadurch, dass die erstere Gonophoren hervorbringt, die letztere aber Medusen.

II. Bildung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die jüngsten Anlagen der weiblichen Gonophoren ragen als schwache Hügel nur Wenig über die Oberfläche des Polypenkörpers hervor. Sie bestehen dann schon aus einer Ausstülpung der Leibeswand, aus einem kurzen und engen Entodermschlauch, der das kaum veränderte Ektoderm emporhebt und dessen Zellen erheblich kleiner sind als die angrenzenden grossen Entodermzellen der Körperwand selbst. Diese kurzen Entodermzellen zeichnen sich durch eine starke Verwandtschaft zu Farbstoffen aus und ganz besonders die die Kuppe des Entodermschlauchs bildenden (Taf. XIII, Fig. 1); diese färben sich z. B. mit Alaun-Carmin dunkel schmutzigroth, während die Zellen der Umgebung farblos bleiben mit Ausnahme ihrer Kerne. Offenbar bereiten sich hier Vermehrungs- und Wachsthumsprocesse vor, und in der That findet man in einem etwas späteren Stadium diese Zellen vermehrt und zu einem soliden Ballen zusammengedrängt, der sich an Tinktions-Präparaten nun noch schärfer von der ganzen Umgebung, besonders auch von dem hell bleibenden Ektoderm abhebt (Fig 2, *kz* u. *entl*). Die Stützlamelle (*st*) zieht deutlich über demselben hin, so dass kein Zweifel über seine entodermale Lage walten kann, während sich an ihm selbst schon eine Sonderung in zwei Schichten bemerklich zu machen anfängt: die peripherisch liegenden Zellen werden dünn und lang und ordnen sich zu einer besonderen einschichtigen Lage. Diese bildet sich zur mittleren Hüllhaut des Gonophors aus, zur Entoderm-Lamelle der Medusenglocke, während die Hauptmasse des erwähnten Zellenballens sich in Eizellen umwandelt und die unmittelbar die Leibeshöhle begrenzenden Zellen als Epithelzellen den Schluss des Entodermschlauchs bewerkstelligen. Die übrigen Zellschichten, welche zum Bau eines Medusoids gehören, nämlich die beiden Epithelschichten der Glockenhöhle, bilden sich etwas später, aber auf dieselbe Weise wie die Entodermlamelle: durch Abspaltung von dem entodermalen Zellenballen. Dieselben entstehen bei allen andern Medusoiden und Medusen dieser Klasse aus dem Glockenkern, also aus ektodermalem Gewebe, hier aber geht nicht nur die Entoderm-Lamelle, sondern auch das Subumbrellar-Epithel und der Epithelüberzug der dem Manubrium entsprechenden Parthie des Gonophors aus Zellen hervor, welche schon in der ersten Anlage des Gonophors im Entoderm liegen.

Dieses Resultat war durch Untersuchung frischer und gefärbter, aber ganzer Gonophoren-Knospen erhalten worden. Obgleich nun diese winzigen Knospen vollkommen durchsichtig sind, so schien mir doch das Resultat allzu überraschend, um es ohne eine Nachprüfung an Schnitten anzu-

nehmen. Aber auch die Schnitte führten zu demselben Resultat; es bildet sich kein Glockenkern, vielmehr ist die erste Veränderung, welche zur Bildung des Gonophors führt, die oben beschriebene Wucherung jener im Entoderm gelegenen Zellen. An den jüngsten Schnitten (Taf. XIII, Fig. 3) sieht man völlig deutlich, wie die Stützlamelle (*st*) in gleichbleibender Stärke die ganze, aus wenigen Zellen bestehende Sexual-Anlage umschliesst. Es hat sich aber bereits eine neue hyaline Lamelle zwischen Sexual-Anlage und Epithelzellen des Entoderms angelegt (*st'*), und diese reicht nicht bis an die primäre Stützlamelle, sondern bleibt um soviel von ihr entfernt, als die Dicke der erst noch abzuspaltenden Entoderm-Lamelle betragen soll. Dieselbe ist aber jetzt noch nicht vorhanden, sondern bildet sich — wie man auf älteren Schnitten sieht — durch Differenzirung der peripherischen Schicht der Keimzellen-Masse. Dann erst scheidet sich auch an der Innenseite dieser Schicht eine structurlose Membran ab, die nun in Continuität steht mit der ersterwähnten hyalinen Scheidewand zwischen Sexualzellen und Epithelgewölbe. Zu keiner Zeit findet man einen Zusammenhang zwischen der Genitalmasse und dem Ektoderm, während doch bei allen Medusen und Medusoiden, die sich mittelst eines Glockenkerns entwickeln, ein solcher längere Zeit hindurch besteht und gar nicht zu übersehen ist. Auch die halbmondförmigen Fortsätze des Entoderms, welche den Glockenkern von den Seiten her umfassen, um dann zur Entoderm-Lamelle auszuwachsen, finden sich hier niemals, sondern die Entoderm-Lamelle tritt sofort in ihrer ganzen Ausdehnung auf und umschliesst vollständig die Sexual-Masse. Uebrigens verhält sich die Entoderm-Lamelle in einer Hinsicht auch später noch anders als bei Medusoiden mit Glockenkern. Dort liegt dieselbe dem Ektoderm immer dicht an, während sie bei Coryne, wenigstens in jungen Gonophoren, meist davon absteht, so dass eine breite Spalte zwischen Beiden bleibt, und dies nicht etwa nur an Schnitten, sondern auch am lebenden Objekt (Taf. XIII, Fig. 4).

Trotz der ganz verschiednen Genese verhält sich doch das Gonophor später ganz so, als ob es aus einer gewöhnlichen Medusen-Anlage hervorgegangen wäre. Auf Längsschnitten (Fig. 5) erkennt man deutlich den Ursprung der Entoderm-Lamelle aus der Basis des Spadix, während allerdings die Zellschichten, welche dem Subumbrellar-Epithel und dem des Manubriums entsprechen, vorderhand nur durch die kleinkernigen Zellen auf der Oberfläche des Ovariums (*ov*) angedeutet sind.

Nur die grosskernigen Zellen sind Keimzellen. Auf dem in Fig. 6 abgebildeten Querschnitt zeigen die Kerne bereits charakteristische Unterschiede; die der Epithelzellen sind homogen und enthalten nur einen kleinen Nucleolus, die der Keimzellen (deren Zellgrenzen nicht eingezeichnet sind) sind grösser und enthalten viele kleine Körperchen im Kernsaft. Später verschärft sich der Unterschied noch; die Keimzellen bekommen einen grossen, plasmareichen Körper, sowie die Keimbläschen-Form des Kernes, die Epithelzellen werden kleine, wässrige Zellen mit gewöhnlichen Epithelkernen. Auch die Lage scheidet sie, indem die Epithelzellen nun hauptsächlich auf der Oberfläche des Ovariums in den Spalten zwischen den Keimzellen liegen. Einzelne finden sich auch in der Tiefe, unmittelbar auf der Stützmembran, welche den Spadix umhüllt (Fig. 6, *k*), und diese mögen wohl der Muskellage Ursprung geben, die vorhanden sein muss, die ich aber nicht erkennen konnte. Wie ich an einem andern Ort geschildert habe[1]), vollziehen die Gonophoren von Coryne — und zwar bei beiden Geschlechtern — rhythmische Contraktionen. Systole und Diastole wechseln ziemlich regelmässig, aber langsam miteinander ab und zwar sind beide in der Regel von nahezu gleicher Dauer. So beobachtete ich z. B.: Diastole 30 Secunden, Systole 60 Secunden, Diastole 60 Secunden, Systole 75 Secunden, Diastole 60 Secunden. Schon die jüngsten Gonophoren zeigen diese Pulsationen und dieselben dauern

1) Zool. Anzeiger, 1881, p. 61.

fort bis zur Reife der Geschlechtsprodukte. „Bei der Systole verengt sich die Leibeshöhle des Gonophors bis zur Unsichtbarkeit", und der kolbige Spadix erscheint dann wie eine einzige solide, rothe Pigmentmasse. Beim Beginn der Diastole erscheint dann im Centrum derselben ein heller Fleck, der sich rasch vergrössert und zu einem weiten Hohlraum wird, umschlossen von der nun deutlich erkennbaren, dünnen Spadix-Wandung. Vom Stiel des Gonophors her strömt zugleich eine Masse feiner gelbrother Körnchen und Kügelchen ein, die lebhaft circuliren, getrieben von den Geisseln der Entodermzellen (Taf. XIII, Fig. 16).

Später treten die drei Hüllen des Gonophors auf Schnitten sehr deutlich hervor (Fig. 7 u. 8); die innerste von ihnen bezeichne ich als Tunica propria (*tpr*). Jetzt bemerkt man, dass die Keimzellen sich nicht alle gleich entwickeln, indem ein bedeutender Grössenunterschied zwischen ihnen hervortritt. Nicht jede Keimzelle entwickelt sich zum Ei, sondern nur ein Theil von ihnen, die übrigen wachsen nur bis zu einer bestimmten Grösse heran, um dann im Wachsthum stehen zu bleiben und einen langsamen Auflösungsprocess einzugehen; es besteht also bei Coryne die Einrichtung von Nährzellen.

Bei C. pusilla von le Croisic fand ich in Gonophoren von 0,14 Mm. Länge sämmtliche Keimzellen [1]) noch gleich gross (Fig. 6), später aber treten die Unterschiede hervor, und man findet dann die kleineren, langsamer wachsenden Nährzellen gegen die Oberfläche hingedrängt, eingekeilt zwischen den grösseren Eizellen (Fig. 7, *Nz*). Ihre weiteren Schicksale lassen sich genau verfolgen. Sie werden keineswegs von den Eizellen nach Amöben-Art gefressen, sondern sie verkleinern sich ganz allmälig, zunächst noch ohne Veränderung des Kerns, schliesslich aber mit vollständigem Zerfall desselben und zugleich des Zellkörpers. Wenn die Eizellen einen Durchmesser von 0,05—0,06 Mm. erreicht haben, messen die grösseren unter den Nährzellen etwa 0,04 Mm. (Taf. XIII, Fig. 9, *Nz*), wenn die Ersteren bis zu 0,11 Mm. herangewachsen sind, haben sich die Nährzellen bereits auf 0,02 Mm. verkleinert (Fig. 10, *Nz*), besitzen aber morphologisch noch alle Attribute einer lebensfähigen Zelle. Da sie mitten zwischen den Eizellen liegen, also denselben Ernährungs-Bedingungen ausgesetzt sind, so ist es physiologisch schwer zu begreifen, warum sie fortwährend abnehmen, während ihre Nachbarn zunehmen. Es ist dasselbe Problem, auf welches ich seiner Zeit bei der Eibildung der Daphniden hingewiesen habe [2]), mit der die Vorgänge bei Coryne die grösste Aehnlichkeit haben.

Zuletzt, wenn die Eizellen der Reife nahe sind, aber das Keimbläschen noch unverändert enthalten, zerfallen die Nährzellen vollständig und man findet dann überall in den Spalten und Lücken zwischen den Eizellen Häufchen rundlicher Protoplasma-Stücke verschiedner Grösse, die keine Kerne mehr einschliessen — ihre letzten Reste. Diese müssen rasch aufgesogen werden, denn sobald die Eier ganz gereift sind, sucht man vergeblich nach ihnen.

Die Einrichtung der Nährzellen kommt auch bei der C. var. napolitana vor, wie z. B. Fig. 7 zeigt; die Zahl der Nährzellen gegenüber der der Eizellen schien mir aber erheblich geringer zu sein.

Die reifen Eier der atlantischsen C. pusilla sind weiss [3]) und kugelförmig, 0,11 Mm dick; durch

---

1) Am lebenden Thier erkennt man die Zellgrenzen nicht, und dies mag *Allman* bestimmt haben, einen „Plasma"-Mantel um den Spadix herum anzugeben, in welchem „die Keimbläschen der zukünftigen Eier eingebettet" seien. Dies ist ein Irrthum, auch kommen niemals zu gleicher Zeit grosse Eizellen mit dieser noch scheinbar homogenen Zellenlage vor, wie es *Allman* wahrscheinlich nur schematisch darstellt. Siehe: „Tubularian Hydroids" p. 149.

2) *Weismann*, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Leipzig 1877. Abhandlung II. oder: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII.

3) Leider habe ich die Farbe der reifen Eier von Coryne napolitana zu notiren vergessen, möglicherweise würde sie mit ein Mittel der specifischen Unterscheidung bieten.

Zusatz von 2 % Essigsäure tritt eine feine Dotterhaut sehr deutlich hervor und hebt sich stellenweise vom Dotter ab; es kommt also eine Eihaut nicht nur bei Arten vor, die ihre Eier nach aussen entleeren, sondern auch bei solchen, die sie erst als Planula aus dem Gonophor entlassen; jüngere Eier sind ziegelroth und nackt. Ein reifes Gonophor enthält 3—20 Eier; es ist nahezu kuglig und zeigt noch deutlich die drei oben beschriebenen Häute. Radiärkanäle fehlen, die Entoderm-Lamelle schwillt aber unter der kurzen Spitze des Gonophor's pelottenförmig an und hier bildet sich kurz vor der völligen Reife der Eier eine Oeffnung, die dem Glockenmund der Meduse entspricht. Vermuthlich dringen hier die befruchtenden Samenfäden ein, wie denn auch später, nachdem die Embryonal-Entwicklung abgelaufen ist, die Planula-Larven hier ausschlüpfen. Mit der eingetretenen Reife der Eier zieht sich der Spadix langsam, aber vollständig aus dem Gonophor in den Stiel desselben zurück, so dass also jetzt das Gonophor nur noch als schützende Hülle Bedeutung hat.

III. Bildung der männlichen Geschlechtszellen.

In ihrer ersten Anlage sind die männlichen Gonophoren von den weiblichen nicht zu unterscheiden (Taf. XIII, Fig. 12). Auch hier entstehen die Sexualzellen inmitten einer Entoderm-Wucherung und der medusoide Bau des Gonophor's verdankt seinen Ursprung einem Spaltungsprocess dieser Wucherung, nicht wie gewöhnlich der Bildung eines ektodermalen Glockenkerns. In Fig. 13 hat diese Spaltung bereits begonnen, man unterscheidet die Keimzellen (*kz*) von den Zellen der Entodermlamelle (*entl*) und deren epithelialer Entodermkuppe (*entk*). In Fig. 14 ist diese Scheidung noch deutlicher und in Fig. 15 hat sich zwischen dem Hoden (*Ho*) und der Entodermkuppe eine scharfe Grenzlinie gebildet, die Fortsetzung der im untern Theil des Gonophor's sehr dicken Stützlamelle (*st*).

Die weitere Entwicklung der Hodenanlage wurde in ihren Einzelheiten nicht verfolgt, sie bietet keine Besonderheiten gegenüber den Vorgängen bei andern Hydroiden dar. Die anfangs geringe Zahl der männlichen Keimzellen vermehrt sich rapid und es bildet sich bald ein dicker Mantel von Spermatoblasten um den emporwachsenden Spadix herum. Wie bei Eudendrium, Corydendrium und andern Hydroiden so bemerkt man auch hier zu gewisser Zeit auf Querschnitten des Gonophor's eine Anordnung der Spermatoblasten zu radiär gestellten Pyramiden. Sie sind übrigens hier nie scharf begrenzt und verlieren sich später vollständig wieder.

Dieselben drei Hüllen bilden die Wand des Gonophor's, wie bei den weiblichen Gemmen: der Hoden wird unmittelbar von der Tunica propria umgeben (Fig. 17 u. 18, *tpr*), die ungemein dünn ist, dann von der Entodermlamelle (*entl*) und schliesslich vom Ektoderm (*ekt*).

Solange es noch nicht zur Bildung von Samenfäden gekommen ist, bleibt der Hoden hell und durchsichtig, sodann aber wird er opac, bei auffallendem Licht weiss, bei durchfallendem schwärzlich. Mit der Reifung der Spermatozoen zieht sich der Spadix aus dem Gonophor zurück.

IV. Entstehung eines „entodermalen Glockenkerns" bei Coryne.

Die Genital-Anlage von Coryne erfolgt in einer so merkwürdigen, von allem Andern abweichenden Weise, dass es wohl auch hier schon am Platz ist, darauf aufmerksam zu machen. Während sonst alle Gonophoren von medusoidem Bau sich mittelst eines ektodermalen Glockenkerns entwickeln, tritt hier an die Stelle desselben eine von vornherein im Entoderm gelegene Zellenmasse, die sich aber dann in einer Weise differenzirt, dass das Endresultat sich nicht von einem aus ächtem Glockenkern hervorgegangenen Medusoid unterscheiden lässt.

Da es nun kaum zu denken ist, dass die Gonophoren von Coryne ohne genetischen Zusammen-

hang mit andern Hydroiden entstanden wären, so lag die Vermuthung nah, es möchte die in der Kuppe des Entodermschlauchs auftretende Zellmasse zum Theil zwar wirklich aus Entodermzellen bestehen, zum andern Theil aber aus einzeln eingewanderten Ektodermzellen. Positive Anhaltspunkte für eine solche Vermuthung suchte ich lange vergebens, fand sie aber schliesslich an dem Längsschnitt einer ganz jungen männlichen Gonophoren-Knospe. In dem noch ganz kurzen Entodermschlauch hat sich der Zellenballen in der Kuppe noch nicht gebildet. Statt seiner liegen einige wenige Zellen von rundlicher Form mit stark tingirten Kernen eingekeilt zwischen den Epithelzellen des Entoderms. Die Zellen des Ektoderms befinden sich theilweise in starker Vermehrung, mehrfach liegen zwei bis drei Kerne dicht beisammen und nebst ihren Zellen senkrecht oder schräg auf die Stützlamelle in einer Reihe, ganz so wie es später von dem wuchernden Ektoderm der Blastostyle von Hydractinia geschildert werden wird. Die Kerne dieser Zellen sind den Kernen der eben erwähnten Zellen in der Tiefe des Ektoderms durchaus ähnlich und an einer Stelle tritt diese Aehnlichkeit noch mehr dadurch hervor, dass zwei dem Aussehen nach völlig identische Zellen dicht aneinander liegen — nur getrennt durch die Stützlamelle, die eine also ein Ektoderm, die andere ein Entoderm.

Leider war die Coryne-Tafel schon gedruckt, als ich diese Beobachtung machte, so dass ich auf eine Abbildung des Schnittes verzichten musste. Selbstverständlich ist aber auch die grösste Aehnlichkeit des Zellenballens oder — wie man vielleicht sagen könnte — des entodermalen Glockenkerns mit Ektodermzellen nicht ausreichend zu dem Beweise, dass dieser Glockenkern sich aus eingewanderten Ektodermzellen bildet; es kann bis jetzt nur von einer Möglichkeit, dass es so sei, gesprochen werden. Nehmen wir aber einen Augenblick an, der Beweis dafür sei beigebracht, so würde man sich vorstellen müssen, dass diejenigen Zellen des Ektoderms, welche sonst als kompakte Masse, als ein Embryonal-Organ wuchernd das Entoderm zurückdrängen und die Bildung des Entodermkelchs veranlassen, bei Coryne einzeln sich in das Entoderm durchbohren, um erst nach Innen von der Stützlamelle sich zu einer ballenförmigen Gruppe zu vereinigen, die nun schon während ihrer Bildung von einer Lage kleiner Entodermzellen umwachsen und von der Stützlamelle abgedrängt wird. Die Bilder der Schnitte stimmen mit dieser Annahme vollkommen gut. So bildete sich also dann ein intra-entodermaler Glockenkern, der nun erst sekundär durch Neubildung einer Stützlamelle rund um sich herum von den Zellen des Entoderms geschieden würde. Auch damit stimmt die Beobachtung; diese Stützlamelle ist in der That eine Neubildung.

6. Die Gattung Syncoryne, *Ehrenberg.*

Da die Gattungen Coryne und Syncoryne sich lediglich durch die Form der Geschlechts-Individuen unterscheiden, welche bei Coryne als festsitzende Gonophoren, bei Syncoryne als Medusen auftreten, so wäre es für meine Ziele von grossem Interesse gewesen, die Gattung Syncoryne untersuchen zu können. Leider blieben alle meine Bemühungen mir dieselbe zu verschaffen erfolglos [1]), in le Croisic ist der Grund des Meeres ungeeignet für Schleppnetz-Expeditionen und im Mittelmeer scheint Syncoryne nicht vorzukommen, wenigstens ist sie bis jetzt dort noch nicht gefunden worden [2]). Die einzige hierher gehörige Mittelmeerform beschreibt *Häckel* neuerdings (Syst. Med. p. 14) als Codonium codonophorum aus dem Canal von Corfu; von dieser ist aber der Hydroidpolyp unbekannt.

Glücklicherweise besitzen wir indessen die Untersuchungen von *F. E. Schulze* über Syncoryne Sarsii Loven [3]), aus welchen sich für diese Art über die Entstehung der Geschlechtszellen bestimmte Schlüsse ziehen lassen.

Wie bei allen Coryniden so entstehen auch bei Syncoryne Sarsii die Geschlechtsknospen am Köpfchen des Hydranthen, nicht am Stiel desselben, ein Umstand, der nicht bedeutungslos ist, wie später gezeigt werden soll. Die Entwicklung der einfachen Hohlknospe zur Meduse ist schon von *L. Agassiz* an seiner Syncoryne mirabilis später von *Schulze* an S. Sarsii so genau beschrieben worden, dass wir heute, ausgerüstet mit den inzwischen gemachten Fortschritten, auch die Lücken, welche diese Forscher gelassen haben, zum Theil ausfüllen können, ohne das Objekt selbst studirt zu haben [1]). Seitdem durch die Brüder *Hertwig* und durch *Claus* nachgewiesen wurde, dass die Radiärkanäle der Medusen nicht die einzigen Entodermtheile der Medusenglocke sind, dass sie vielmehr durch die „Entoderm-Lamelle" oder „Gefässplatte" verbunden werden und dass diese wenigstens bei den niedern Medusen durch das Einwachsen eines ektodermalen „Glockenkerns (Entocodon)" gegen den Entodermschlauch der Hohlknospe gebildet wird, kann es kaum zweifelhaft sein, dass diese Entstehungsweise auch für Syncoryne Geltung hat. Ohnehin beschreibt auch *Schulze* den Glockenkern als „centrale Ektodermverdickung". Allerdings aber wäre es gegenüber der auffallenden Bildung eines Glockenkerns

---

1) Siehe: den „Nachtrag" zu Syncoryne.

2) Weder *Heller* führt eine Syncoryne für das adriatische Meer auf („Zoophyten" Wien 1868) noch enthält der Katalog der zoologischen Station zu Neapel eine solche. Dagegen gibt *Du Plessis* eine Syncoryne für Neapel an, ohne sie aber zu beschreiben. Obgleich ich keinen Grund sehe, weshalb Syncoryne-Arten im Mittelmeer fehlen sollten, so ist es mir doch zweifelhaft, ob *Du Plessis* wirklich eine Syncoryne vor sich gehabt hat. Da er selbst angiebt, dass seine Stöckchen sämmtlich ohne Medusenknospen waren, so könnte ihm auch eine Coryne vorgelegen haben. *Du Plessis*, Catalogue provisoire Mittheil. Zool. Stat. Neapel Bd. II.

3) „Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii" Leipzig 1873.

im Entoderm bei Coryne von grossem Interesse gewesen, die Genese des Entocodon bei Syncoryne in ihren Einzelheiten beobachten zu können.

In Betreff der Genese der Geschlechtsprodukte äussert sich *Schulze* dahin, dass „ebenso wie in den Gonophoren von Cordylophora auch am Magenstiel von Sarsia tubulosa, der zu Syncoryne gehörigen Meduse, die Eier wie die Spermatozoen nur in der ausserhalb der hyalinen Stützlamelle gelegenen Gewebsschicht, also im Ektoderm liegen und dort auch entstanden sind, um so mehr, als sich daselbst alle Uebergänge von uncharakteristischen oder nur etwa durch ein grösseres Kernkörperchen auffallenden Ektodermzellen zu wohlcharacterisirten Eiern mit Leichtigkeit nachweisen lassen." Ueber den Zeitpunkt, in welchem zuerst Sexual-Zellen auftreten, macht zwar *Schulze* keine Mittheilung, allein die obige Angabe scheint mir für den Schluss zu genügen, dass männliche und weibliche Geschlechtszellen sich erst im Manubrium der Meduse bilden, sei es vor oder nach ihrer Loslösung, dass sie hier, wie in so vielen andern Fällen aus dem Ektoderm des Manubrium's hervorgehen.

Damit ist aber keineswegs gesagt, dass es sich bei allen Syncoryne-Arten ebenso verhalte, es muss vielmehr vermuthet werden, dass zwischen der Genese der Sexualzellen, wie sie für Coryne beschrieben wurde und der von Syncoryne Sarsii durch *Schulze*'s Beobachtungen ermittelten Uebergänge existiren.

Zuerst von *Sars* [1]) später von *Strethill Wright* [2]) wurden Arten von Syncoryne beschrieben, deren Medusen sich nicht loslösen, obgleich ihre Schwimmglocke völlig entwickelt ist und höchstens die Randtentakel klein oder ganz rudimentär bleiben; bei S. Lovenii ist sogar ein kleiner Mund vorhanden. Diese sessilen Medusen erzeugen früh und massenhaft Geschlechtsstoffe im Manubrium, so dass dieses gewaltig anschwillt und die Glockenhöhle beinahe ausfüllt, ja aus derselben noch hervorragt. Die Untersuchung junger Knospen dieser Arten würde vermuthlich Aufklärung bringen in Bezug auf die ganz eigenthümliche Entstehung der Geschlechtszellen und des Medusoid's bei Coryne. Besonders interessant müsste eine Untersuchung der S. mirabilis sein, falls die Angabe von *L. Agassiz* [3]) nicht etwa doch — wie *Allman* meint — auf einem Irrthum beruht, nach welcher diese Art im Beginn des Jahres Medusen hervorbringt, welche sich loslösen und zu vollständigen Sarsien entwickeln, später im Jahr aber Medusoide mit unvollkommen entwickelten Randtentakeln, die sich nicht vom Stock loslösen, sondern ihre massenhaft im Manubrium aufgehäuften Sexualprodukte direkt in das Wasser entleeren. Die Identität der Polypenstöcke der beiderlei Geschlechts-Individuen ist allerdings hier noch nicht streng bewiesen, sei es durch Zucht, sei es durch Nachweis der beiderlei Sexual-Knospen auf ein und demselben Polypenstock. An und für sich scheint mir übrigens die Angabe von *Agassiz* durchaus nicht unwahrscheinlich.

Nachtrag zu Syncoryne.

Unmittelbar vor Beginn des Druckes erhielt ich eine grosse aufs Schönste conservirte Kolonie von Syncoryne Sarsii aus der Kieler Bucht und konnte an diesem Material die Hauptpunkte, auf welche es mir hier ankommt durch eigene Untersuchung feststellen.

Die Entstehung des Glockenkerns geschieht ganz in der gewöhnlichen Weise. Die erste Anlage einer Medusenknospe besteht in einer circumscripten Wucherung beider Leibesschichten. Die

1) „Bidrag til Söedyrernes Naturhistorie", Bergen 1829.

2) „Observations on British Zoophytes" Edinb. New. Phil. Journ. Vol. VII, 1858.

3) „Contributions to the natural history of the United States" Boston 1850.

Zellen des Ektoderms, wie des Entoderms einer kreisrunden Stelle auf dem untersten Theil des Hydranthenköpfchens schwellen an; sie selbst sowohl, als ihre Kerne werden plasmareich und färben sich viel stärker als die Zellen und Kerne der angrenzenden Gewebslagen. Im Entoderm theilen sich die Zellen in ganz schräger Richtung, nicht wie sonst der Länge nach; zugleich verkürzen sie sich nach erfolgter Theilung nahezu auf die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge und dadurch kommt der tiefe Einschnitt im Entoderm zu Stande, durch welchen dann erst eine eigentliche Ausstülpung der Knospe und ein Eindringen der Leibeshöhle in dieselbe möglich wird. Bei allen vom Köpfchen des Hydranthen direkt entspringenden Gonophoren-Knospen ist der Unterschied in der Länge der Entodermzellen der Knospe und der Leibeswand sehr bedeutend, Letztere sind oft drei ja vier Mal so lang [1]) und ich hatte bisher niemals sichern Aufschluss darüber erhalten können, wie diese Längendifferenzen zu Stande kommen, wie aus den mächtigen Zellen der Körperwand die kleinen der Knospe hervorgehen. Oft sah es auch auf Schnitten, besonders bei Coryne, so aus, als ob eine Schichtung des Entoderms einträte, so dass also die Entoderm-Masse der Knospe sich in der Tiefe des Körper-Entoderms, unter Abschluss von der Leibeshöhle bilde — hier aber konnte ich an Längsschnitten ganz junger, noch kaum über die Körperfläche hervorragender Knospen feststellen, dass dies nicht so ist, dass vielmehr von vornherein das Entoderm der Knospe ein Blindsack des Körper-Entoderms ist, der mit der Leibeshöhle in Verbindung steht.

Das Entoderm der jungen Knospe ist im Gegensatz zu Coryne vollkommen einschichtig — nirgends sind eingeschobene Zellen unter der eigentlichen Epithellage zu sehen. Dagegen tritt schon früh eine tiefe Schicht im Ektoderm auf, die sich durch grosse, stark tingirbare Kerne auszeichnet. Diese tiefen Zellen bleiben aber hier ausserhalb der Stützlamelle, wie ich mich ganz bestimmt überzeugt habe und bilden ausserhalb derselben — wie gewöhnlich — den Glockenkern. Die weitere Entwicklung desselben ist ganz die normale, es bildet sich die primäre Entodermlamelle, die hier nicht, wie bei Coryne von vornherein den Glockenkern vollkommen umfasst, sondern ganz wie bei andern Medusen z. B. bei Podocoryne (siehe Taf. XIX, Fig. 2 u. 3) einen Doppelbecher darstellt. Mit Podocoryne haben auch die folgenden Stadien die grösste Aehnlichkeit, wenn man von den Geschlechtszellen absieht. Querschnitte des Stadiums, welches *Schulze* in seiner Fig. 26 abbildet zeigen, dass die Radiärkanäle unmittelbar aneinanderstossen, noch dichter als es von Podocoryne in Taf. XIX, Fig. 5 dargestellt ist. Erst später zieht sich die kurze Commissur zwischen ihnen zur „sekundären Entodermlamelle“ aus.

Von der Entstehung der Gonaden war auch in den ältesten Medusenknospen noch Nichts zu sehen. Das Entoderm des Manubrium's ist bei solchen einschichtig und enthält keinerlei Zellen, die später zu Geschlechtszellen werden könnten. Das Ektoderm ist — ganz wie bei den Medusenknospen von Dendroclava oder Perigonimus — einschichtig und die Geschlechtszellen werden somit, wie bei diesen aus einer zu bestimmter Zeit eintretenden Wucherung und Schichtung dieser Ektodermzellen hervorgehen.

Dieser Schluss ist für die Spermarien unanfechtbar, für die Ovarien könnte man einwerfen, dass ich nur ein Stöckchen untersucht habe und dass dies möglicherweise ein männliches gewesen ist; man könnte sagen, dass hier ebensogut, wie bei Podocoryne die Eizellen im Entoderm der Knospe sich differenziren und später ins Ektoderm auswandern könnten. Einen absoluten Gegenbeweis besitze ich nicht, halte aber einen solchen Zusammenhang für sehr unwahrscheinlich. Man braucht nur die

1) Siehe z. B. die Abbildung einer Gonophoren-Knospe von Coryne pusilla, Taf. XIII, Fig. 2.

Zeichnung zu betrachten, welche *Schulze* von einer erwachsenen Sarsia tubulosa gegeben hat (a. a. O. Taf. III, Fig. 21), um sich zu überzeugen, dass diese vielen Hunderte von Eizellen, welche das Ektoderm des sehr langen Manubrium's erfüllen ganz unmöglich alle im Entoderm der winzigen Medusenknospe entstanden sein können. Das schlösse freilich nicht aus, dass wenigstens einige von ihnen aus dem Entoderm herstammten, die Mehrzahl aber im Ektoderm entstanden sei, allein, obgleich dies principiell durchaus nicht so widersinnig ist, als es vielleicht jetzt noch erscheint, so ist mir doch das thatsächliche Bestehen eines solchen Verhaltens sehr unwahrscheinlich und zwar aus zwei Gründen: erstens kommt eine Vermehrung von bereits differenzirten Eizellen durch Theilung nirgends vor und widerspricht dem Wesen der Eizelle und zweitens widerspräche es dem Princip der Utilität insofern, als die Möglichkeit einer frühzeitigen Ausbildung von Eizellen, wie sie durch ihre Differenzirung im Entoderm gesetzt würde, dadurch werthlos gemacht würde, dass die Hauptmasse derselben doch erst später zur Reife gelangen kann. Bei diesem Argument muss ich mich freilich auf die im allgemeinen Theil dargelegten Anschauungen und Schlüsse beziehen.

7. Cladocoryne floccosa, *Rotch.*

I. Allgemeines.

Du Plessis [1]) hat diese grosse und interessante Corynide [2]) schon für das Mittelmeer nachgewiesen; er erhielt sie auf der zoologischen Station in Neapel aus 10—30 Meter Tiefe. Vorher war sie nur von der Insel Guernesey im Kanal bekannt gewesen, wo sie Herr *W. D. Rotch* entdeckt hat. Bei Neapel ist sie nicht selten und kommt dort schon in geringer Tiefe (4—6 Meter) auf einer bestimmten Art von Cystosira vor, deren specifischen Namen ich bis jetzt nicht erfahren konnte. Ich fand sie zuerst in wenigen Exemplaren, als ich im Taucheranzug die Algen des Grundes auf Hydroiden absuchte, später aber — nachdem mir der Fundort einmal bekannt geworden war — fast auf allen Büschen dieser Alge, welche ich daraufhin nachsah.

Wie *Du Plessis* schon angegeben hat, pflanzt sich die Art im Winter nicht geschlechtlich fort; auch ich fand sie Ende November gänzlich ohne Gonophoren, aber schon am 21. April waren alle grösseren Individuen mit Gonophoren bedeckt. *Du Plessis*'s geschlechtsreife Kolonien stammten vom Juni her. Später im Sommer scheint nicht nur die Fortpflanzung aufzuhören, sondern die Kolonien scheinen ganz abzusterben. Auf meine Bitte wurde von Seiten der zoologischen Station in Neapel Ende Juli eine Taucherfahrt an derselben Stelle unternommen, an welcher ich im Frühjahr die Art in Menge gefunden hatte, aber trotz langem und genauem Suchen fand sich nicht ein einziges Stöckchen vor. Einige wenige Exemplare, welche kurz zuvor aus grösserer Tiefe (30—40 Meter) erhalten worden waren, trugen keine Gonophoren.

Ueber den Bau der Hydranthen und des Stöckchens hat *Du Plessis* bereits eingehende Angaben gemacht, wie er denn auch zuerst feststellte, dass Cladocoryne Gonophoren hervorbringt und nicht Medusen.

Diese Gonophoren entspringen meistens von Hydranthen und zwar vom Köpfchen desselben unmittelbar über der Wurzel der Tentakel. Fast alle Hydranthen meiner Kolonie vom April waren mit Gonophoren beladen. An einzelnen Stöckchen kommen indessen auch besondere Gonophoren-Träger vor, Blastostyle, deren Tentakeln rudimentär bleiben, nicht verzweigt sind und der Nessel-

---

1) „Observations sur la Cladocoryne" Mittheil. zool. Stat. Neapel Bd. II, p. 176.

2) *Allman* hat auf diese Art eine besondre Familie, die Cladocorynidae, gegründet und dieselbe zwischen seine Familie der Pennaridae und der Myriothelidae gestellt. Mir scheint indessen der Charakter der „verzweigten" Tentakel hierfür nicht auszureichen, zumal die verzweigten geknöpften Tentakel genau aus solchen einfachen geknöpften Tentakeln sich bilden, wie sie für alle Coryniden charakteristisch sind; auch bleibt der oberste Tentakel-Wirbel unverzweigt und der ganze übrige Bau stimmt genau mit den Coryniden.

knöpfe entbehren; einmal sah ich sogar Tentakel und Mundöffnung vollständig fehlen. Cladocoryne ist somit eine Art, bei welcher neben zahlreichen proliferirenden Hydranthen auch einzelne Blastostyle vorkommen [1]). Letztere sind nur in phyletischem, nicht in ontogenetischem Sinne als verkümmerte Hydranthen anzusehen; die Hydranthen verkümmern nicht etwa dadurch, dass sie Gonophoren hervorbringen und werden zu einem Blastostyl, wie es die Meinung *Du Plessis*'s [2]) zu sein scheint. Dass dem nicht so ist, geht schon daraus hervor, dass vollentfaltete, lebenstrotzende Hydranthen häufig mit völlig reifen Gonophoren angetroffen wurden.

II. Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte.

Du Plessis hat schon richtig angegeben, dass die „éléments mâles se forment ici aux dépens de l'ectoderme", wenn ich auch dem Zusatz „comme chez les autres Hydroides" nicht so ohne Weiteres zustimmen kann. Die männlichen Geschlechtszellen entstehen aus einem Glockenkern, der sich hier auf die gewöhnliche Weise aus dem Ektoderm entwickelt; und das Gonophor von Cladocoryne ist somit ein medusoides. Taf. XVII, Fig. 10 stellt den Längsschnitt eines jungen Gonophor's dar, bei welchem das kelchförmig eingedrückte Entoderm in der Bildung der Entoderm-Lamelle begriffen ist, während der Glockenkern selbst sich bereits in zwei feine Blätter gespalten hat, deren oberes dem Subumbrellar-Epithel, das untere aber dem Ektoderm des Manubrium's entspricht. Aus Letzterem bildet sich das Spermarium nebst seinem dünnen Epithel-Ueberzug. Da derselbe Vorgang bei andern Arten ausführlich behandelt ist, so will ich ihn hier nicht im Einzelnen wiederholen und verweise nur noch auf Fig. 11 von Taf. XVII, welche ein etwas älteres Gonophor nach dem Leben darstellt. Der auf dem optischen Schnitt hufeisenförmige Hoden (*Ho*) umgibt den Spadix. In der äusseren Ektodermlage der Glockenwand liegen drei enorme Nesselkapseln (*nk*), welche für die Gonophoren dieser Art in beiden Geschlechtern charakteristisch sind.

III. Entstehung der weiblichen Geschlechtsprodukte.

Die Bildung der Eizellen erfolgt hier ähnlich wie die der Hodenzellen, d. h. dieselben bilden sich erst im Gonophor und zwar aus dem innern Blatt des Glockenkerns. Junge Gonophoren zeigen auf dem Längsschnitt vollkommen deutlich einen zunächst noch soliden Glockenkern, der wie gewöhnlich die Kuppe des Entodermschlauchs kelchförmig eindrückt und seitlich von der doppelwandigen Entoderm-Lamelle umfasst wird (Taf. XVII, Fig. 6). Die Zellen des Glockenkerns unterscheiden sich zwar von den übrigen Ektodermzellen durch ihren grösseren Plasma-Reichthum, allein sie verwandeln sich nicht direkt in Eizellen, sondern bilden zunächst nur Epithellagen, aus deren innerer erst sekundär Eizellen hervorgehen. Die Medusen-Aehnlichkeit ist hier viel grösser, als bei den männlichen Gonophoren, denn es bildet sich eine geräumige, geschlossene Glocke, in deren Grund

1) Ob etwa die Blastostyle nur an männlichen Kolonien vorkommen, kann ich nicht entscheiden, da ich nur ein einziges weibliches Stöckchen gesehen habe. Unter 12 männlichen Stöckchen hatte nur eines neben Gonophoren-tragenden Hydranthen auch noch Blastostyle.

2) Ich schliesse dies daraus, dass *Du Plessis* zuerst nur die Blastostyle als Träger der Gonophoren erwähnt, während er unmittelbar darauf die Gonophoren zwischen den Tentakeln entspringen lässt (a. a. O. p. 190 u. 191). Nach seiner Darstellung besitzen aber die Blastostyle überhaupt keine Tentakel, wenigstens heisst es p. 190, dass seine Kolonie ausser grossen, geschlechtslosen (neutres) Individuen noch ein halbes Dutzend „de sujets petits et atrophiés" enthalten habe, „dout les bras avaient disparu mais pour faire place a de nombreuses capsules sexuelles". Ich glaube, dass hier wie überall die Blastostyle als solche angelegt werden, wie ich dies später noch für Eudendrium racemosum genauer nachweisen werde. Es ist aber ganz richtig, dass die Blastostyle von Cladocoryne viel kleiner sind als die meisten Hydrantheu, doch findet sich das ganz ebenso auch bei andern Arten, z. B. bei Podocoryne, Hydractinia und Heterocordyle.

ein voluminöses Manubrium emporwächst. Dieses enthält eine geräumige Leibeshöhle und besteht aus einer Schicht langer Entodermzellen und aus einer Schicht dünner platter Ektodermzellen. Die Glockenwand enthält in ihrem äussern Ektoderm mehrere sehr grosse Nesselkapseln und zeigt sonst die gewöhnliche Struktur der medusoiden Gonophoren-Wandung. Doch konnte ich an meinen Präparaten Radiärgefässe nicht entdecken, während eine dünne einschichtige Entodermlamelle sowohl an Längs- als Querschnitten (Fig. 8, *entl*) mit Sicherheit nachzuweisen war. In etwas späteren Stadien, in welchen es schon zur Ausbildung von Eizellen gekommen ist, sind entschieden keine Radiärgefässe mehr vorhanden, mögen dieselben vielleicht auch in jüngeren Stadien angelegt sein. Auch ein Ringgefäss fehlt, wie denn auch ein Glockenmund auf allen mir vorliegenden Stadien mangelte. Es kann indessen sein, dass ein solcher sich später bildet, wenigstens deutet darauf der Einschnitt in der innern Ektodermlage der Glockenwand, wie er auf dem in Fig. 7 abgebildeten Schnitt zu sehen ist.

Erst nachdem das Manubrium eine ziemliche Grösse erreicht hat, beginnt die Bildung der Eizellen und zwar durch Wucherung der ektodermalen Zellen des Manubrium und Differenzirung eines Theils derselben zu Eizellen (Fig. 7 u. 8).

Es konnte vollkommen sicher gestellt werden, dass die Eizellen nicht etwa schon vor der Bildung des Manubrium's im Entoderm vorhanden sind und dann — wie dies bei Podocoryne der Fall ist — ins Ektoderm auswandern. Zu keiner Zeit finden sich Zellen im Entoderm des Manubrium, welche irgendwie mit Eizellen Aehnlichkeit hätten. Andrerseits kann man auch die Entstehung der Eizellen im Ektoderm und aus den Elementen desselben Schritt für Schritt verfolgen. Dabei zeigt sich die Eigenthümlichkeit, dass ihre Bildung nicht gleichmässig im ganzen Umfang des Manubrium stattfindet, auch nicht in den vier Radien, wie bei Podocoryne, sondern meist einseitig nur auf der einen Fläche des Manubrium (Fig. 7) oder doch so, dass das Ovarium einen kleineren Theil des Manubrium-Umfangs frei lässt (Fig. 8). Es kommen indessen auch Gonophoren vor mit vollständig ringförmigen Ovarien.

Diese die Norm bildende Asymmetrie des Ovariums deutet schon auf irgend eine Eigenthümlichkeit in der weiteren Ausbildung der Eizellen hin und legt die Vermuthung nah, dass hier nur eine geringe Zahl von Eizellen zur Entwicklung kommt. Dies ist wirklich der Fall; von den hundert oder mehr Eizellen, welche im Ovarium entstehen, wird nur eine einzige zum Ei, alle übrigen bleiben unentwickelt und dienen vermuthlich als Nährzellen, d. h. lösen sich auf zu Gunsten des einen Eies.

Leider befanden sich an dem einzigen, weiblichen Stöckchen, welches mir zur Verfügung stand nur zwei grössere Gonophoren, so dass ich nicht den ganzen Entwicklungsgang in allen seinen Stadien verfolgen konnte, diese beiden jedoch verhielten sich so völlig übereinstimmend, dass wenigstens die hauptsächlichsten Verhältnisse festgestellt werden konnten.

In beiden lag ein einziges grosses halbkugliges Ei der abgeflachten Spitze des Manubrium's mit breiter ebener Fläche dicht auf (Fig. 9). Das Keimbläschen war nicht mehr zu erkennen, das Ei somit reif, vielleicht schon befruchtet. Das Ektoderm des Manubrium's zeigte sich verdickt unter dem Ei und enthielt dort kleine Eizellen dicht aneinandergepresst (Fig. 9, *Nz*). Ob sie sich etwa in Zerfall befanden liess sich auf dem optischen Schnitt, der allein zur Verfügung stand, nicht entscheiden, aber soviel war deutlich, dass die Seitenflächen des Manubrium's keine Eizellen mehr enthielten, sondern nur von ganz dünner, einschichtiger Ektodermlage überzogen waren, sowie dass die Leibeshöhle des Manubrium, und die langen und schmalen Entodermzellen dicht vollgepfropft waren mit Nahrungskörnchen und -Schollen. Während also bei andern Hydroiden mit der Reifung der Eier ihre Ernäh-

rung von Seiten des Stockes aufhört, indem sich der Spadix aus dem Gonophor zurückzieht, dauert hier eine lebhafte Ernährung noch längere Zeit fort und zwar durch Vermittlung der ovarialen Basalplatte, auf welcher das Ei, wie auf einer Placenta aufruht. Wahrscheinlich wird das Ei auch aus der umgebenden Flüssigkeit Nahrung aufnehmen, wenn ich auch den Nachweis einer nährenden Beschaffenheit dieses „Fruchtwassers" für jetzt nicht beibringen kann. Die bedeutende Weite des völlig geschlossenen Glockenraums kann aber kaum einen andern Sinn haben, denn wir finden sonst immer einen engen Glockenraum bei medusoiden Gonophoren (z. B. bei Clava), der grade eben genügt, um die Zahl der Eier aufzunehmen und ihre Embryonalentwicklung zu gestatten. Vielleicht hängt auch das Fehlen von Radiärkanälen mit der vorausgesetzten nährenden Beschaffenheit des Glockenwassers zusammen, indem dieselben dadurch für die Ernährung der Glockenwand überflüssig geworden sind.

Jedenfalls macht das Ei seine Embryonalentwicklung in dem Glockenraum durch, doch habe ich darüber, wie auch über die Form und das Ausschlüpfen der Larve aus Mangel an Material Nichts beobachten können.

8. Podocoryne carnea, *Sars.*

I. Allgemeines.

Meine Exemplare von dieser Art stammen alle aus Neapel und zwar sind sie im Winter (December und Januar) ziemlich nahe an der Küste beim Posilippo in geringer Tiefe gefischt worden. Zuerst bekam ich nur geschlechtlich unentwickelte Kolonien und glaubte schon annehmen zu müssen, dass sich die Art im Winter nur ungeschlechtlich fortpflanzt, als mir von einer andern Stelle der Küste eine Menge von Kolonien gebracht wurden, welche mit Medusenknospen in den verschiedensten Entwicklungsstadien dicht besetzt waren. Es scheinen also hier lokale Einflüsse eine Verschiebung der Fortpflanzungszeit zu bewirken.

Podocoryne carnea ist vor nicht langer Zeit von *Grobben* [1]) einer so sorgfältigen Untersuchung unterworfen worden, dass ich über den Bau des Stockes im Ganzen, sowie über die Beschaffenheit der einzelnen Individuen Wenig mehr zu sagen habe.

In histologischer Beziehung kann ich der Deutung, welche *Grobben* seinem Fund zahlreicher Nesselzellen im Wurzelgeflecht gibt, nicht beistimmen. *Grobben* sagt darüber: „Das so massenhafte Auftreten von Nesselkapseln an Theilen, die niemals Gelegenheit haben, sie anzuwenden, ist gewiss sonderbar". Warum sollten aber diese Kapseln keine Gelegenheit haben, ihren Faden hervorzuschleudern? Ich glaube, dass dies beim Eindringen von Feinden in die Wurzelfäden des Polypen geschieht und sehe in der Beschränkung des Raumes, wie sie allerdings innerhalb des Perisarc-Rohrs vorhanden ist, durchaus kein Hinderniss der Funktionirung, besonders dann nicht, wenn erst ein fremder Körper in dasselbe eingedrungen ist. Dass hier das Wurzelgeflecht so stark vertheidigt wird, hat wohl seinen Grund in der grossen Wichtigkeit desselben für die ganze Kolonie, da ja alle Individuen des Stocks mit einziger Ausnahme der Medusen direkt von ihm entspringen.

Neuerdings hat dann *Hamann* [2]) der Darstellung *Grobben*'s noch hinzugefügt, dass die „vier dunkeln, wie Leberstreifen aussehenden Körper am Hypostom" keine „Falten des Ektoderms" sind, sondern die hier wie bei allen Tubularinen vorkommenden Taeniolen.

Nur in Bezug auf die Bedeutung der verschiednen Individuenarten des Stockes, besonders der sog. Spiralzooide mögen hier einige Bemerkungen folgen.

Grobben ist vollständig im Recht, wenn er *Allman* gegenüber die Spiralzooide als einen ebenso normalen Bestandtheil des Stockes ansieht wie bei Hydractinia. Bei Podocoryne stehen die langen schlanken

1) Wien. Sitzungsberichte, Bd. 72, 1. Abth. 1875.

2) Organismus der Hydroidpolypen, Jena 1882, p. 45.

„Vertheidigungspolypen“ *(Grobben)* oder „Machopolypen“ *(Hamann)* am Aussenrand der Schalenmündung des betreffenden Schneckenhauses und bilden — wenn sie reichlich entwickelt sind — einen förmlichen Fransenschleier, der vom Rand her auf den die Schale bewohnenden Einsiedlerkrebs herabfällt. Höchst selten finden sich noch einzelne am Innenrand des Schalenmunds und fast nur in der Nähe der Umbiegungsstelle desselben. Auf der Innenfläche des Schalenmundes würden sie auch nur solange sich frei bewegen können, als der Krebs sich ganz in die Schale zurückgezogen hätte, denn sobald derselbe hervorkommt, gleitet sein Körper immer dicht über diese Fläche hin. Deshalb stehen dort auch immer nur sehr kurze Polypen, während der Aussenrand der Schalenmündung mit einem dichten Wald langer Wehr- und Nährthiere besetzt ist. Dieser bleibt eben vom Krebs ganz unbelästigt, der zwar dicht an ihm hin und herstreift, ohne ihn aber direkt zu berühren.

Wenn man erwägt, dass die Spiralzooide normalerweise nur an diesem Rande vorkommen, höchstens noch an den Rändern zufällig entstandner Löcher in der Schale, dass sie aber im grössten Theil der Kolonie fehlen, wenn man weiter zugleich die Art ihrer Thätigkeit beobachtet, so kann man kaum bei der bisherigen Ansicht ihrer functionellen Bedeutung stehen bleiben. Soweit ist zwar dieselbe unzweifelhaft richtig, als die Spiralzooide eine Koloniewaffe sind, demnach also als Wehrthiere bezeichnet werden können; sie sind sehr muskulös und beweglich, tragen eine Nesselbatterie an der Spitze und haben keinen Mund. Aber wen vertheidigen sie? nach der bisherigen Ansicht die Polypen-Kolonie. Weshalb stünden sie dann aber nur grade an diesem Rand? weshalb nicht zerstreut auf der ganzen Fläche des Stockes? Dazu kommt noch die Art ihrer Bewegung. Sie agiren, nämlich gemeinsam, indem sie bei gewissen Reizen gleichzeitig alle auf und abwärts schlagen. Reizt man durch Berührung einen Einzelnen, so erfolgt oft gar keine Reaction oder aber er krümmt sich einfach nach aussen zusammen. Niemals sah ich an ihnen eigentlich wurmförmige Bewegungen, ein Winden und Krümmen nach allen Seiten [1]). Die Spiralzooide reagiren nun auf die Bewegungen des Krebses gar nicht; wenn derselbe sich noch so plötzlich in sein Haus zurückzieht, so bleiben sie ruhig ausgestreckt und zwar so, dass sie sanft gebogen mit ihren Spitzen den Krebs berühren, also wie ein Fransenbesatz des Schalenrandes auf den Krebs herabhängen. Erst wenn der Krebs ganz verschwunden ist, schlagen sie synchronisch ein Mal auf und ab. Es macht den Eindruck, als sollte das Eindringen von andern Thieren in die Krebswohnung verhindert werden.

Entfernt man den Krebs aus dem Gehäuse, so braucht man nur die ruhig im Wasser liegende Schale mit der Pincette zu fassen, um sofort den ganzen Kranz von Spiralzooiden mehrere Male synchronisch auf und ab schlagen zu sehen, und lässt man die Schale wieder los, so schlagen sie wieder bis zu zwölf Mal hintereinander auf und ab. Man kann übrigens diesen Versuch nicht oft hintereinander wiederholen; die Reizbarkeit nimmt rasch ab. Am sichersten ruft man Reaction hervor, wenn man die Schale mit den Fingern fasst, ohne die Spiralzooide zu berühren und langsam damit durch das Wasser hin und her fährt. Dann schlagen sie sofort, gewöhnlich nur ein Mal, zuweilen auch mehrmals.

Dieses Schlagen könnte einen Feind abwehren, der die Kolonie von der Seite her angreifen

---

1) Einmal glaubte ich zu beobachten, wie die am Rand der Mündung sitzenden Spiralzooide wie toll um sich schlugen, sich krümmten und wanden wie Würmer. Bei genauerer Untersuchung stellten sie sich aber als ächte Würmer heraus, die in Schlammkrusten der Schale ihre Röhren hatten und grade am Rand hervorkamen. Solche Täuschungen mögen den von *Wright* und *Hincks* erwähnten wurmförmigen, von den Spiralzooiden verschiednen Individuen-Formen von Hydractinia zu Grunde liegen.

wollte; grade von dieser Seite her aber ist sie durch den stets vor- und rückgleitenden Krebs geschützt. Dagegen würde es kaum ein wirksameres Mittel geben, wenn es sich darum handelte, Thiere zurückzuschrecken, welche sich zwischen Krebs und Schale in das Haus des Krebses einzuschmuggeln suchten, also nicht Feinde der Podocoryne, sondern solche des Pagurus. Ich neige deshalb der Ansicht zu, dass die Existenz der Spiralzooide wirklich auf einem solchen Liebesdienst beruht, den dieselben dem Krebs erweisen. Dies würde allerdings voraussetzen, dass auch die Podocoryne-Kolonie vom Krebs Vortheil hat, aber ein solcher ist vielleicht schon darin gelegen, dass die Kolonie vom Krebs umhergetragen und so bessern Ernährungsbedingungen ausgesetzt wird, vielleicht aber noch mehr darin, dass die Ueberreste der Pagurus-Mahlzeit den Polypen zu gute kommen. Ich habe mich überzeugt, dass dieselben im Wasser flottirende Flocken thierischer Gewebe mit Begierde auffressen. Grosse Stücke eines spangrünen Schwammes, die ich auf eine Podocoryne-Kolonie legte, wurden rasch von den Polypen verschlungen, so dass in Kurzem ganze Parthien der Kolonie grün schimmerten. Es scheint mir überhaupt, dass die Podocorynen mit ihren kurzen Tentakeln wenig geeignet zur Jagd auf lebende Thiere und mehr, wenn nicht ausschliesslich, auf das Verschlingen todter Substanz berechnet sind, und ich vermuthe, dass es bei allen auf Pagurus-Schalen lebenden Hydroiden (Hydractinia, Heterocordyle, Pachycordyle, Wrightia und Andre) sich ähnlich verhält.

Das Verhältniss setzt aber noch weiter voraus, dass die Polypen-Kolonie auf dem Gehäuse ist, ehe der Krebs dasselbe bewohnt, denn nur dadurch, dass derselbe eine Schale mit Polypen einer solchen ohne Polypen vorzieht, konnte ein Züchtungsprocess eingeleitet werden, der zur Ausbildung der Randpolypen führte[1]). Dies enthält nun in der That keine Unwahrscheinlichkeit, seitdem beobachtet wurde, dass die Paguren, wenn sie die zu eng gewordene Schale gegen eine neue vertauschen, ihren Commensalen, die Adamsia, von der alten Schale loslösen und auf die neue hinübertragen. Ueberhaupt haben beide Fälle von Commensalismus — falls meine Deutung richtig ist — grosse Aehnlichkeit miteinander, da *Eisig*[2]) kürzlich in einem interessanten kleinen Aufsatz nachgewiesen hat, dass auch die Adamsia ihrem Pagurus sich durch Abwehr seiner Feinde nützlich erweist, indem sie ihre an langen Fäden befestigten Nesselbatterien, die Acontien, hervorschleudert. Ob freilich diese Organe auf Anpassung an den Commensalismus beruhen und erst durch ihn hervorgerufen wurden, wie höchst wahrscheinlich die Spiralzooide der Podocoryne, ist eine andre Frage, die einer besondern Untersuchung nicht unwerth wäre. Acontien kommen bekanntlich nur bestimmten Actinien-Gattungen zu und unter diesen sind mehrere Commensalen von Paguriden.

In Bezug auf die Chitinstacheln, welche ziemlich dicht über die ganze Fläche der Podocoryne-Kolonie vertheilt stehen, kann ich der Auffassung *Grobben*'s vollständig beitreten, nach welcher sie morphologisch besondre Individuen darstellen. In der That bestehen sie nicht nur in ihrer ersten Anlage, sondern auch später noch aus beiden Leibesschichten, einem spitzen Entodermschlauch und einem lockeren Ektoderm; Längsschnitte ausgebildeter Stacheln zeigen dies deutlich. Was die Function derselben betrifft, so nennt sie *Grobben* „Schutzpolypen", da sie „die zwischen ihnen oder an ihrem Grunde sprossenden Polypen schützen". Ich möchte diesen Schutz noch näher dahin präcisiren, dass

1) Mit dieser, wie eigentlich mit jeder Auffassung von der Bedeutung der Spiralzooide oder Randpolypen unvereinbar wäre es, wenn dieselben wirklich auf die männlichen Kolonien beschränkt wären, wie *Grobben* meint. Sie kommen indessen ganz regelmässig und in eben so starker Entwicklung auf weiblichen Kolonien vor; irgend ein Zufall muss hier *Grobben* getäuscht haben. Allerdings fehlen sie nicht selten, aber unabhängig vom Geschlecht der Kolonie und wohl immer nur da, wo der Mundsaum der Schneckenschale abgebrochen ist.

2) Siehe: „Das Ausland", Jahrgang 55, 1882, p. 681.

die Stacheln die weichen Polypen vor Quetschungen bewahren beim Umherrollen auf dem Meeresgrund oder beim Eingraben in den Sand; denn die Stacheln überragen ein Wenig die völlig zusammengezogenen Hydranthen und Blastostyle und schützen sie auf diese Weise vor einem allzu starken Druck.

Hierin, d. h. in der Nothwendigkeit, sich hinter die Stacheln zurückziehen zu können, sehe ich auch den Grund der Kleinheit der Blastostyle gegenüber den Hydranthen, denn die mit einem Gürtel von Medusenknospen beladenen Blastostyle können sich nicht so stark zusammenziehen wie die Hydranthen und ihre Knospen, sind wohl auch empfindlicher gegen Druck. Ich halte die *Allman*'sche Ansicht, welcher auch *Grobben* zustimmt, hier wie bei andern Arten nicht für richtig, dass die theilweise oder totale „Verkümmerung proliferirender Individuen" auf einer „Erschöpfung" eben durch die Knospenbildung beruht. Ich halte vielmehr dies Alles für indirekte Wirkungen der Knospung, d. h. für Anpassungen.

Die Blastostyle besitzen wohl ausgebildete, aber kurze Tentakel in wechselnder Zahl, sowie Rüssel und Mund; sie bedienen sich auch dieser Organe zum Fressen, wie ich mich wiederholt überzeugt habe. Die Geschlechtsknospen sitzen in unregelmässigem Wirtel ziemlich weit unterhalb des Tentakelkreises, unmittelbar unter der von *E. van Beneden* für Hydractinia aufgestellten „Cambium-Zone".

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Podocoryne bringt bekanntlich Medusen hervor, welche schon von *Sars* [1]) beschrieben und neuerdings von *Haeckel* [2]) als Dysmorphosa carnea in sein System der Medusen eingefügt wurden. *Grobben* wies nach, dass dieselben schon Geschlechtsprodukte enthalten, ehe sie sich von dem Blastostyl loslösen, wie denn *Krohn* [3]) und *Lovén* schon früher dieselbe Thatsache beobachtet hatten. Das jüngste Stadium, bei welchem *Grobben* Eier erkennen konnte, betraf eine Medusenknospe, bei welcher die vier primären Randtentakel noch nicht hervorgesprosst waren; die Eizellen lagen im Ektoderm des Magenstiels, und *Grobben* nimmt an, dass sie auch hier entstanden sind. Letzteres wäre nun, falls es richtig wäre, eine sehr überraschende Thatsache, wenn man bedenkt, dass *E. v. Beneden* für die so nahe verwandte Hydractinia echinata die entodermale Entstehung der Eizellen nachgewiesen hat.

Die systematischen Unterschiede zwischen Hydractinia und Podocoryne bestehen wesentlich nur darin, dass Podocoryne Medusen hervorbringt, Hydractinia aber Gonophoren; alles Andere sind unbedeutende Differenzen von kaum mehr als specifischem Werthe. So zeigen die Blastostyle von Hydractinia eine etwas weiter gehende Rückbildung; bei Podocoryne besitzen sie nicht nur einen kleinen Mund, sondern auch noch mässig entwickelte Tentakel, während bei Hydractinia die Letzteren auf einfache Ektoderm-Wülste reducirt sind. Auch die Gestalt der Nesselbatterie auf der Spitze der Spiralzooide ist verschieden, aber sowohl der Bau der Hydranthen als die Zusammensetzung der ganzen Kolonie aus ihnen, den Blastostylen, Spiralzooiden, Stacheln und Wurzelgeflecht, der Sitz der Kolonie auf einer Pagurus-Schale, alles dieses stimmt genau überein. Man müsste deshalb erstaunt sein, wenn die Geschlechtsstoffe sich ganz verschieden bilden sollten.

Dies ist denn auch nur scheinbar der Fall, denn obwohl allerdings in den späteren Stadien, welche *Grobben* vor sich hatte, die Eizellen wirklich im Ektoderm liegen, so entstehen sie doch nicht

1) Fauna littor. Norveg. Tom. I, p. 4.
2) Syst. Medus. p. 77.
3) *Krohn,* Ueber Podocoryne carnea. Wiegmann's Archiv Bd. 17, 1851, p. 263.

hier, sondern im Entoderm, und zwar nicht in der Wand des Blastostyls, wie bei Hydractinia, sondern in der jungen Medusenknospe [1]).

Tafel XIX, Fig. 1, *A* zeigt einen Längsschnitt durch eine solche Knospe, welche aus einem einfachen Blindsack der Leibeswand besteht und noch keinen Glockenkern enthält. Wirkliche Eizellen sind noch nicht in ihr enthalten, wohl aber gewahrt man an den Stellen, an welchen etwas später Eizellen liegen, nämlich in der Tiefe des Entoderms Zellen, die sich von den eigentlichen, epithelialen Entodermzellen unterscheiden. Sie liegen auf der Stützmembran wie diese, reichen aber nicht bis zur Leibeshöhle, sondern haben etwa nur die halbe Länge der Epithelzellen. Auch ihr Kern ist rundlicher und heller gefärbt als der mehr längliche Kern der eigentlichen Entodermzellen. Bei einzelnen von ihnen besitzt auch der Zellkörper schon ein dichteres Aussehen, kurz es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Zellen sich etwas später zu Eizellen differenziren. Fig. 1 *B* zeigt einen Längsschnitt einer nur Wenig älteren Medusenknospe, bei der die Differenzirung schon etwas weiter vorgeschritten ist, Fig. 2 einen solchen Schnitt von einer noch etwas älteren Knospe, in deren Entoderm mehrere bereits wohl charakterisirte Eizellen liegen.

Nur ganz ausnahmsweise und auch dann nur vereinzelt begegnete ich Eizellen im Entoderm des Blastostyls selbst. In dem Abschnitt über Hydractinia wird das Blastostyl dieser Art in seinen einzelnen Regionen genauer besprochen werden, hier möchte ich nur erwähnen, dass dieselben Zonen, welche dort vorkommen, auch bei Podocoryne vorhanden sind, nur mit dem Unterschied, dass eine eigentliche Keimzone fehlt, weil die Keimzellen eben erst in den Gonophor-Knospen differenzirt werden; die Keimzone ist hier nur eine Knospungszone. Bei Hydractinia ist die schmale Zone, an welcher die Gonophoren hervorsprossen, zugleich die Keimstätte der Eier und — wie ich im Voraus hinzufügen will — auch des Samens; bei Podocoryne entstehen hier nur die Medusenknospen und erst in diesen liegt die Keimstätte der Eizellen. Distalwärts geht die Knospungszone in eine Cambium-Zone über, die der bei Hydractinia beschriebenen ähnlich sieht, wenn auch ihre Entodermzellen nicht so ausserordentlich dünn und lang sind wie dort und in ihrer distalen Parthie meist mit Nahrungspartikeln erfüllt.

Wenn es nun aber auch fest steht, dass die Differenzirung zu Eizellen im Entoderm der jungen Medusenknospen vor sich geht, so ist damit doch noch nicht entschieden, dass es Entodermzellen sind, von welchen diese Eizellen abstammen. Es könnten auch eingewanderte Ektodermzellen sein, welche man in Fig. 1 *A* und *B* im Entoderm auf der Stützlamelle liegen sieht, und diese Vermuthung wird gestützt durch die Aehnlichkeit in Grösse der Zelle, Grösse, Form und Färbung des Kerns dieser noch undifferenzirten Keimzellen mit einzelnen Zellen des Ektoderms. Die Aehnlichkeit ist in der Natur grösser als sie sich auf der Zeichnung wiedergeben lässt; ich habe mehrfach dicht nebeneinander — aber getrennt durch die Stützlamelle — Zellen gesehen, die zum Verwechseln ähnlich waren, zuweilen besass auch die im Ektoderm liegende Zelle schon das dichtere Protoplasma, wie es die Keimzellen im Entoderm als ersten Schritt der Differenzirung zur Eizelle zeigen, ja sogar auch das grössere, leuchtende Kernkörperchen. Beide Zellen, die im Entoderm und die im Ektoderm gelegenen zeigten öfters Theilungserscheinungen.

Alles Dies genügt natürlich nicht zu einem Beweis, dass die Keimzellen eingewanderte Ektodermzellen sind. Der Beweis dafür kann erst im allgemeinen Theil erbracht werden, hier muss ich

1) Auf die abweichende Darstellung von *A. de Varenne* werde ich in einem Nachtrag am Schlusse des Abschnitts über Podocoryne eingehen.

mich begnügen, gezeigt zu haben, dass die Thatsachen der Beobachtung einer solchen Annahme wenigstens nicht im Wege stehen, und ich kann höchstens noch darauf hinweisen, dass es sehr schwer halten würde, die Existenz der noch undifferenzirten Keimzellen in der Tiefe des Entoderms auf andere Weise zu erklären. Denn das Entoderm ist nicht geschichtet und enthält im ganzen Blastostyl nirgends Zellen in der Tiefe. Niemals aber war irgend Etwas zu sehen, was als eine mit Zurückziehen verbundene Umwandlung einer epithelialen Entodermzelle zu deuten gewesen wäre. Die Keimzellen sitzen vielmehr von Anfang an in der Tiefe auf der Stützmembran und kommen auch später niemals mit der Leibeshöhle in Contact.

Die Differenzirung der Keimzellen zu Eizellen dauert längere Zeit fort, und die Zahl der Eizellen, welche z. B. in der Knospe von Fig. 2 acht oder zehn nicht überstieg, vermehrt sich später bedeutend. Da niemals Theilungserscheinungen an bereits differenzirten Eizellen zu sehen waren, so kann dies nur auf dem Erscheinen neuer Keimzellen beruhen oder auf der Vermehrung schon vorhandner vor ihrer Differenzirung.

Während diesem Vorgang bildet sich der Glockenkern aus den in Fig. 1 *A* schon vorhandnen tiefen Zellen des Ektoderms, welche in Fig. 1 *B* und Fig. 2 bereits die Entodermkuppe als halbkugliger Vorsprung einzudrücken beginnen. In Fig. 3 zeigt der Glockenkern bereits eine spaltförmige Höhlung und hat die Entodermkuppe so weit zurückgedrängt, dass jene kelchförmige primäre Entoderm-Lamelle entstanden ist, aus der dann sehr bald schon durch Obliteration des Lumens in den Interradien die Radiärkanäle und die sie verbindende eigentliche (sekundäre) Entoderm-Lamelle hervorgeht. In Fig. 4 ist diese Scheidung jedenfalls bereits erfolgt, wenn auch im Längsschnitt nicht zu erkennen, da die Radiärkanäle anfänglich noch sehr breit sind und fast unmittelbar aneinanderstossen (Fig. 5, *rad* und *entl*). Dagegen sieht man in Fig. 4, dass sich die Spalte im Glockenkern zu einer Höhle vergrössert hat, um welche die Zellmasse des Glockenkerns zu regelmässiger Epithellage geordnet erscheint; man kann bereits das seitliche oder äussere Blatt, aus welchem das Subumbrellar-Epithel hervorgeht von dem unteren oder inneren Blatt unterscheiden, welches jetzt noch flach der Entodermkuppe aufliegt, sehr bald aber durch das Emporwachsen derselben zum Spadix mit in die Höhe gehoben wird und nun das Ektoderm des Manubriums vorstellt.

In dieser Periode findet man immer sämmtliche Eizellen noch im Entoderm, allein nicht mehr alle in der Seitenwandung des Entoderms, in welcher sie sich differenzirt haben, sondern zum Theil in der Basis der Radiärkanäle, zum Theil auch schon in der Entodermkuppe; eine Wanderung der Eizellen hat begonnen: die dazu führt, dass alle Eizellen das Entoderm verlassen und in das innere Blatt des Glockenkerns auswandern. Der Durchbruch durch die Stützlamelle beginnt mit dem Emporwachsen des Spadix. Man kann den Vorgang zwar nicht am lebenden Thier verfolgen, da die Eizellen zu blass, die Medusenknospen zu undurchsichtig sind, aber man kann auf Längs- und Querschnitten den ganzen Process in allen seinen Stadien mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit feststellen. Ich habe viele Serienschnitte durchmustert, welche genau erkennen liessen, wieviele Eizellen noch im Entoderm, wieviele bereits im Ektoderm lagen. Dabei liess sich auch der Weg erkennen, den die wandernden Eizellen nehmen; sie verlassen nie die Stützlamelle und brechen nie in die Leibeshöhle durch, vielmehr gleiten sie dicht auf der Stützlamelle hin, bis in die Basis der Radiärkanäle, umkreisen dieselben und gelangen so in die Entodermkuppe. Von dort aus durchbohren sie die Stützlamelle und gelangen so in das innere Blatt des Glockenkerns. Fig. 5 zeigt einen Querschnitt, auf welchem sämmtliche in den Schnitt fallende Eizellen schon im Ektoderm (*ekt''*) des Manubriums liegen mit Ausnahme einer einzigen, welche sich noch im Entoderm des

Spadix befindet. Uebrigens trifft man die Stadien der Wanderung nicht grade häufig und kann daraus schliessen, dass der Vorgang selbst ziemlich rasch vorübergeht und dass alle Eizellen wenn nicht gleichzeitig so doch bald hintereinander aufbrechen. Letzteres gibt zu manchen Gedanken Anlass, denn die Eizellen sind ja nicht alle gleichzeitig entstanden, sind also nicht alle gleich alt, es kann somit der Anstoss zur Wanderung nicht in einem gewissen Reifestadium der Eizelle liegen. In der That findet man auch später Eizellen sehr verschiedner Grösse dicht nebeneinander im Ektoderm des Manubriums, und mehrmals konnte ich dann auf feinen Querschnitten einzelne ganz junge Nachzügler noch im Entoderm erkennen, deren Kern noch nicht vollständig die Beschaffenheit des Keimbläschens angenommen hatte. Es differenziren sich also auch in dieser Zeit noch einzelne im Entoderm zurückgebliebene Keimzellen, wandern aber noch während der Differenzirung oder doch kurz danach ins Ektoderm aus. Auf diese Weise erklärt es sich, dass die Zahl der Eizellen im Ovarium eine Zeit lang noch zunimmt, wenn auch nicht grade bedeutend, denn Vermehrung durch Theilung kommt bei einmal differenzirten Eizellen weder hier noch anderswo vor. Kurz nach dem Uebertritt ins Ektoderm zählte ich bei einer Knospe achtzehn Eizellen, später können es bis gegen dreissig werden. Ob sich ihre Zahl nach der Loslösung, während des freien Lebens der Meduse noch vermehrt, konnte ich nicht entscheiden.

Bald nachdem die Eizellen ins Ektoderm übergetreten sind, ordnen sie sich in vier interradiäre Längsstreifen an, die vier Ovarien, welche schon *Grobben* von der freien Meduse beschreibt und abbildet (a. a. O. Taf. II, Fig. 15). Diese nehmen aber nur die proximale Hälfte des Manubriums ein und lassen den beweglicheren, gegen den Mund hin sich zuspitzenden Theil frei. Dieser Letztere ist durchaus dem Hypostom oder Rüssel der Polypen gleich zu stellen, besitzt auch die für Siphonophoren von *Claus*, für Tubularinen von mir zuerst kurz erwähnten, dann von *Hamann* genauer beschriebenen radiären Längswülste des Entoderms, für die *Haeckel* die Bezeichnung „Taeniolen" eingeführt hat. Sie erscheinen auf dem Querschnitt in Kreuzform und liegen wie die Ovarien in den Interradien. Sie bestehen aus langen Epithel-Muskelzellen und sind in ihrem freien Ende mit Nahrungskörnchen dicht angefüllt.

Die vier Pinsel von gestielten Nesselzellen, welche den vier Mundgriffeln aufsitzen, legen sich schon an, während die Knospe noch festsitzt.

Die grössten Eizellen, welche ich an festsitzenden Medusenknospen beobachtete, hatten alle noch ein vollkommen intactes Keimbläschen; die Reife tritt also erst nach der Loslösung ein.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Bei der reifen Meduse liegen auch die Spermarien im Ektoderm und zwar ganz analog den Eiern in Gestalt von vier interradiären Längswülsten des Magenstiels. Es fragt sich, ob sie dort aus ektodermalen Elementen entstehen oder ob sie wie die Eizellen ihre Keimstätte im Entoderm haben und erst später von dort ins Ektoderm auswandern.

Im Entoderm der Blastostyle sind keine Zellen zu sehen, die als männliche Keimzellen bezeichnet werden könnten; dasselbe ist durchweg einschichtig und besteht aus grossen, geisseltragenden Epithelzellen. Zwischen diesen finden sich allerdings, bald häufiger, bald seltner Zellen, die sich durch ihren kompakten Zellkörper sowie durch ihre starke Tinktionsfähigkeit auszeichnen, allein diese „Plasma-Zellen", wie ich sie nennen will, sind wahrscheinlich nur plasmareiche, physiologische Zustände der gewöhnlichen Epithelzellen, finden sich ganz ebenso auch in den geschlechtslosen Hydranthen und haben Nichts mit der Fortpflanzung zu thun.

Auch in den jüngsten Medusen-Knospen sucht man vergeblich nach Spermatoblasten im Entoderm; es sind nur gewöhnliche Epithelzellen vorhanden (Taf. XIX, Fig. 8). So bleibt es, während sich der Glockenkern bildet und die Meduse sich anlegt (Fig. 9). Das Entoderm des rasch emporwachsenden Manubrium wird dabei mehrschichtig, während der Ektoderm-Ueberzug desselben (das innere Blatt des Glockenkerns) sich zunächst mehr und mehr verdünnt. Es gibt eine Entwicklungsstufe, auf welcher man nur eine einzige Lage von Ektodermzellen den Spadix umhüllen sieht. Zu dieser Zeit zeigt das Entoderm in seiner distalen Parthie zwei oder mehrere Zelllagen übereinander (Fig. 10); jedenfalls findet hier eine starke Zellvermehrung statt, wie die dicht sich drängenden Kerne auch dort beweisen, wo man auf den Schnitten die Zellgrenzen selbst nicht deutlich wahrnehmen kann.

Etwas später bilden sich dann die Anlagen der Spermarien im Ektoderm und zwar in Gestalt von vier interradial gelegenen Längsstreifen, wie Querschnitte beweisen (Taf. XIX, Fig. 11). Es ist indessen nicht leicht, zu einer bestimmten Ueberzeugung zu gelangen, von wo das Zellmaterial zu diesen Spermarien herkommt. Die Annahme, es gehe aus einer Wucherung des Ektoderms der betreffenden Stellen hervor, ist freilich sehr naheliegend, darf aber doch nicht ohne bestimmten Beweis angenommen werden, da bei den weiblichen Medusenknospen die bestimmte Beobachtung der Wanderung der Eizellen vorliegt und sich a priori durchaus nichts gegen die Möglichkeit eines ähnlichen Vorgangs bei den männlichen Geschlechtszellen einwenden lässt. Es wird sich später sogar zeigen, dass völlig entsprechende Wanderungen der männlichen Keimzellen nicht nur bei Siphonophoren, sondern sogar bei der nächstverwandten Hydractinia echinata vorkommen.

Ich gestehe, dass ich lange zweifelhaft über den wahren Sachverhalt war, besonders auch deshalb, weil das Entoderm des Manubriums um diese Zeit in starker Zellvermehrung begriffen und mit übereinander geschichteten Zellen ganz erfüllt erscheint. Dennoch sind keine dieser Zellen Keimzellen, wie sich durch genaue Verfolgung der Entwicklung an Längs- und Querschnitten mit aller Sicherheit feststellen lässt.

Entstünden die Spermarien vom Entoderm aus, so müsste man vor der ersten sichtbaren Anlage der vier Hodenstreifen an den entsprechenden Stellen des Entoderms auf der Stützlamelle und in der Tiefe zwischen den übrigen Entodermzellen Keimzellen finden oder doch die Stammzellen der Keimzellen. Ich habe mich aber auf sehr dünnen Medianschnitten überzeugt, dass grade an diesen Stellen das Entoderm einschichtig ist und aus einer einzigen Lage sehr langer gewöhnlicher Entodermzellen besteht. Die Spermarien entstehen nämlich in der proximalen Hälfte des Manubriums, während die Wucherung der Entodermzellen und die Schichtung des Entoderms auf die distale Hälfte beschränkt ist. Dieselbe kommt ganz in derselben Weise auch bei den Weibchen vor und hat offenbar keine andre Bedeutung als die, das rasche Wachsthum des Manubriums zu vermitteln.

Die Richtigkeit dieses Ergebnisses lässt sich aber noch dadurch bestätigen, dass es gelingt, direkt die ersten Veränderungen zu beobachten, welche die Bildung der Hoden einleiten. Zuerst schwellen einzelne Zellen des einschichtigen Ektoderms des Manubriums an, werden reich an Protoplasma und bekommen einen grösseren Kern, sowie einen dunkleren Nucleolus; dies sind die ersten Keimzellen (Taf. XIX, Fig. 10), die sich nun in rascher Folge durch Theilung vermehren und dabei zu immer stärker anschwellenden Längsbändern anordnen (Fig. 11, 12 u. 13).

Die Hoden bilden sich also bei Podocoryne im Ektoderm des Manubriums und aus jungen Ektodermzellen. Die Differenzirung geht aber hier sehr viel später vor sich als bei vielen sessilen Gonophoren, bei welchen sie meist schon unmittelbar nach der Spaltung des Glockenkerns in zwei

Blätter beginnt, sie erfolgt vielmehr erst dann, wenn die Meduse bereits in allen ihren Haupttheilen angelegt ist. Die Reife des Samens tritt jedenfalls erst geraume Zeit nach Loslösung der Meduse ein.

Nachtrag.

Kurz vor völligem Abschluss des Manuskripts erhielt ich die in der Einleitung schon erwähnte Schrift von *de Varenne*, in welcher auch die Ei- und Samenbildung von Podocoryne carnea ausführlich behandelt wird. Die Resultate des Verfassers stimmen mit den meinigen nur in dem einen Punkt zusammen, dass die Eizellen zuerst im Entoderm erscheinen, oder wie ich mich ausdrücke, dass die Keimstätte der Eizellen im Entoderm liegt. Dagegen gehen sie schon darin auseinander, dass nach *de Varenne* die Keimstätte nicht in der jungen Medusenknospe, sondern im Blastostyl liegen soll „dans la région du corps du polype luimême ou bourgeonnent les méduses, un peu plus bas que les tentacules". Da der Verfasser nur die Podocoryne von Roscoff, ich dagegen nur die von Neapel untersucht, so wäre es ja denkbar, dass ein verschiedenes Verhalten dieser beiden Podocoryne-Kolonien den verschiednen Resultaten zu Grunde läge. Die allgemeinen Anschauungen, zu denen mich meine Untersuchungen geführt haben, gestatten mir sehr wohl, eine solche Möglichkeit anzunehmen und überdies ist von *Häckel*[2]) schon die Vermuthung ausgesprochen worden, dass „die mediterrane Form" von Podocoryne „von der echten P. carnea specifisch zu unterscheiden ist". Leider hat *de Varenne* sich vorwiegend der Maceration mit verdünnter Essigsäure mit nachfolgendem Zerzupfen bedient, um den Ort der Eizellbildung festzustellen; diese „dissociation sous le microscope même" kann aber leicht — wie der Verfasser selbst sagt — „une cause d'erreur grave" werden, auch wenn man mit aller Vorsicht arbeitet; jedenfalls sind hier nur Schnitte beweisend.

Die Eizellen sollen durch Umwandlung gewöhnlicher, geisseltragender Entodermzellen entstehen allein die Versicherung des Verfassers „j'ai observé tous les passages entre une cellule ordinaire de l'entoderme du polype et un oeuf bien dévelopé" (p. 38) wird wohl schwerlich als ein hinreichender Beweis dafür gelten können, obgleich es genau beschrieben wird, wie zuerst die Entodermzelle „au lieu d'être beaucoup plus haute que large", zuerst nur „deux fois environ plus haute que large" und zuletzt „aussi large que haute" (p. 39) wird.

Die weiteren Schicksale der Eizellen sind von *de Varenne* verkannt worden. Ueber seine Darstellung der Medusenbildung mit Auslassung des Glockenkerns und der Entoderm-Lamelle[3]) habe ich in der Einleitung schon gesprochen; aber auch die Auswanderung der Eizellen ins Ektoderm des Manubrium hat *de Varenne* nicht erkannt. Er sah zwar nach Entstehung der Radiärkanäle Eizellen in ihrem Entoderm liegen (p. 42), und vermisste sie dort in späteren Stadien, zog aber daraus den Schluss, dass diese gewissermassen verirrten Eizellen zu Grunde gehen, dass nur diejenigen zu voller Aus-

---

1) „Recherches sur les Polypes Hydraires" Arch. Zool. expér. et générale. Vol. X.

2) „System der Medusen" p. 77.

3) Auf p. 45 heisst es wörtlich: „Mais nous savons, que ces quatre canaux rayonnants sont indépendants les uns des autres et forment quatre processus, qui s'avancent vers le sommet du bourgeon: donc, dans les intervalles qui séparent les canaux rayonnants, la partie de l'ectoderme qui s'est invaginée se trouve en contact avec la partie de l'ectoderme non invaginée située en face et en dehors d'elle et elle s'accole avec elle, tandis que dans les quatre parties où se trouvent les canaux rayonnants, la portion de l'ectoderme invaginée a été séparée de la portion non invaginée située en face par l'endoderme des canaux rayonnants". In der That stellt die Fig. 4, Pl. XXXIV auch einen optischen Schnitt einer Medusenknospe dar, deren Glocke ausser den vier dünnen Querschnitten der Radiärkanäle nur eine einzige, nicht einmal durch eine Stützlamelle getrennte Ektodermmasse gebildet wird.

bildung gelangen, welche im Entoderm des Manubrium's liegen. Die endgültige Lage der Ovarien im Ektoderm des Manubriums hält *de Varenne Grobben* gegenüber für eine Täuschung, dadurch hervorgerufen, dass das Ektoderm zuletzt sehr dünn werde und dass sich das Entoderm unter der Lage der Eizellen neu bilde und durch eine Art von Membran von den Eiern trenne, welche das Entoderm selbst ausscheide. Die Täuschung befindet sich indessen nicht auf *Grobben*'s Seite, der vielmehr ganz richtig beobachtet hat, sondern auf *de Varenne*'s Seite: die fertigen Ovarien liegen ohne allen Zweifel im Ektoderm und ausserhalb der Stützmembran.

Ich habe nur aus dem Grund das Ungenügende der Beobachtungen *de Varenne*'s erwähnt, weil es oft weit leichter ist, Irrthümer aufzustellen, als sie zu widerlegen und weil eine Widerlegung dann am schwierigsten ist, wenn Jemand Etwas gefunden zu haben glaubt, was in Wahrheit überhaupt nicht vorhanden ist. Dies ist der Fall bei den „cellules mères primaires des spermatozoides", welche nach *de Varenne* im Entoderm des Blastostyls auftreten sollen „avant de tout bourgeon reproducteur". Er fügt hinzu „surtout dans la région du corps où doivent bourgeonner les méduses" und dies lässt erkennen, dass er sie auch an andern Stellen angetroffen hat, was bei wirklichen Keimzellen schwerlich der Fall sein würde (siehe unten: Hydractinia). Nimmt man noch hinzu dass diese „grosses cellules brillantes et plus claires que les autres cellules de l'entoderme" zugleich „contribuent à délimiter la cavité gastrovasculaire avec laquelle elles sont en contact par leur face interne, tandis que leur face externe est en contact avec la lamelle intermédiaire" (p. 64), so ist es vollends klar, dass das was *de Varenne* gesehen hat, jedenfalls keine Keimzellen waren, denn weder die männlichen noch die weiblichen Geschlechtszellen begrenzen normalerweise jemals die Leibeshöhle. Zudem stimmen die Abbildungen nicht zu dieser Beschreibung, denn dort (Pl. XXXVII, Fig. 1) stehen jene „cellules mères" weder auf der Stützlamelle, noch begrenzen sie die Leibeshöhle sie schwimmen vielmehr in dem ohne Kern- und Zellgrenzen punktirten Entoderm. Zudem sehen sie aus, wie wohl noch niemals Mutterzellen von Spermatozoen ausgesehen haben, nämlich ganz wie Eizellen, wie denn der Verfasser selbst sagt „on ne pourrait savoir si l'on a affaire à des ovules ou à des cellules mères de spermatozoides" (p. 64).

Ich kann nur versichern, dass mir etwas Derartiges auf zahlreichen Schnitten von männlichen Blastostylen und von Medusenknospen niemals begegnet ist; es ist möglich, dass *de Varenne* die in dem Entoderm des Blastostyls bei Weibchen und Männchen oft sehr häufigen plasmareichen Zellen für „cellules mères genommen hat, jene Plasma-Zellen, von denen oben schon die Rede war. Diese kommen übrigens in den Medusenknospen nicht vor und wenn auch dort *de Varenne* seine „cellules mères" einzeichnet (Pl. XXXVII, Fig. 1, 2, 3, 4 u. 5), so hat er vielleicht weibliche Knospen vor sich gehabt, als er männliche zu untersuchen glaubte.

9. Hydractinia echinata, *Fleming.*

I. Allgemeines.

Mein Untersuchungsmaterial dieser Art stammt von der holländischen Küste; ich verdanke es der Güte des Herrn Dr. *J. van Rees* in Amsterdam. Lebende Kolonien habe ich nicht zu beobachten Gelegenheit gehabt und bei den conservirten beschränkte ich mich auf die Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse.

Diese Untersuchungen haben mir recht überraschende Resultate ergeben. Bekanntlich liegen über diese Art bereits die sehr sorgfältigen und ausführlichen Beobachtungen von *Edouard van Beneden* vor, so dass es fast überflüssig erscheinen konnte, sie noch einmal vorzunehmen. Es war auch in der That nur ein Punkt in der *van Beneden*'schen Darstellung, welcher mich zu einer Nachuntersuchung veranlasste, nämlich seine Ansicht von der Umbildung gewöhnlicher Entodermzellen zu Eizellen. Nach meinen bisherigen Erfahrungen waren es immer junge, noch nicht histologisch differenzirte Zellen gewesen, welche sich zu Keimzellen differenzirten, und da *van Beneden*'s Darstellung der Natur der Sache nach nicht auf direkter Beobachtung des Umwandlungs-Processes, sondern auf Combinirung verschiedener Stadien beruhen musste, so war ein Irrthum denkbar. Die Untersuchung mittelst der Schnittmethode bestätigte meine Vermuthung, zeigte mir aber auch sonst noch manches Auffallende, was mich veranlasste auch die männlichen Blastostyle zur Untersuchung heranzuziehen, und hier fand ich denn zu meiner Ueberraschung, dass auch die männlichen Keimzellen, genau wie die weiblichen im Entoderm des Blastostyls entstehen, nicht aber wie *van Beneden* zu beobachten geglaubt hatte im Gonophor und zwar in dem ektodermalen Glokkenkern.

Van Beneden behauptete noch den damals sehr wohl vertretbaren *Gegenbaur*'schen Standpunkt, nach welchem die Medusen selbstständig gewordne Gonophoren, die Gonophoren also im Werden begriffene Medusen sind. Für ihn musste der Glockenkern in erster Linie Anlage des Spermarium's sein und erst in zweiter Anlage der innern Ektodermauskleidung der Medusenglocke. Hat doch noch sein nächster Widersacher *Ciamician* [1]) von ganz demselben Standpunkt aus behauptet, „dass die Entwicklung der Geschlechtsstoffe aus dem Ektoderm in der Phylogenie die Entwicklung der Meduse herbeigeführt habe". Er führte sogar aus, wie man sich die Sache im Näheren vorzustellen habe, dass „anfangs blos eine einzige, oder eine sehr beschränkte Zahl von Zellen ins Entoderm eingedrungen sind" (soll heissen: das Entoderm zurückgedrängt haben, denn die Zellen des Glockenkerns dringen

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX p. 507.

nicht durch die Stützlamelle hindurch, sondern drängen dieselbe nur vor); „später bildete sich aber eine förmliche knospenartige Einwucherung des Ektoderms. Die Vollknospe vergrösserte sich, gewann eine Höhlung und führte so die Entstehung der Medusenform herbei". *Ciamician* fusste dabei auf den Verhältnissen von Tubularia, bei welcher in der That Ovarien und Spermarien aus dem Glockenkern hervorgehen.

Im allgemeinen Theil werde ich versuchen zu zeigen, dass die Beziehung des Gonophor's zur Meduse sich umgekehrt verhält als man früher allgemein annahm, dass die Meduse das Primäre, das Gonophor aber das Sekundäre, dass das Letztere als rückgebildete Meduse zu betrachten ist. Grade Hydractinia liefert zu dieser Ansicht einen Beleg, denn hier kann nachgewiesen werden, dass weder im weiblichen, noch im männlichen Geschlecht der Glockenkern Geschlechtsanlage ist, dass vielmehr beiderlei Geschlechtszellen anderswo entstehen und erst nachträglich in die Derivate des Glockenkerns einwandern.

Schwerlich würde dies letzte Resultat durch irgend eine andere Methode der Untersuchung erreichbar gewesen sein und ich glaube mich verpflichtet, einem so ausgezeichneten Beobachter wie *van Beneden* gegenüber dies ausdrücklich hervorzuheben. *Van Beneden*'s Arbeit stammt aus dem Jahr 1874 und ist noch ohne Anwendung der Schnittmethode gemacht; was sich am lebenden Thier durch Behandlung mit Reagentien und Färbemitteln erkennen liess, das ist in derselben völlig richtig dargestellt worden.

So vor Allem der Bau und die Bedeutung der einzelnen Regionen des Blastostyls. Die Gonophoren von Hydractinia entspringen — wie bekannt — an besonderen Blastostylen und zwar genau wie die Medusenknospen von Podocoryne in unregelmässigen, dichten Wirteln an einer Knospungszone, welche im oberen Drittel des Blastostyls liegt. *Van Beneden* unterscheidet am Blastostyl vier Abschnitte[1]): zu oberst ein „renflement terminal", welches die sehr kleine Mundöffnung, sowie die ganz rudimentären Tentakeln trägt; darauf folgt nach abwärts die „region cambiale", ein dünnerer, halsartiger Abschnitt, der sich durch die eigenthümliche Beschaffenheit seines Entoderms auszeichnet. Dasselbe besteht nämlich hier aus äusserst dünnen, aber langen Zellen mit schmalen, kleinen Kernen, die in verschiedener Höhe der Zelle liegen. Dadurch kommt der Schein einer Schichtung zu Stande, während in Wirklichkeit jede Zelle ihren Fuss auf der Stützlamelle hat, mit ihrem geisseltragenden Ende aber die Leibeshöhle begrenzt. Die Cambium-Zone, deren Bedeutung sogleich besprochen werden soll, grenzt unmittelbar an die Keim-Zone, die région germinative, die diesen Namen nicht nur bei den weiblichen, sondern auch bei den männlichen Blastostylen beanspruchen kann, denn in ihr findet die Differenzirung gewisser Zellen zu weiblichen oder männlichen Keimzellen statt. Uebrigens hat auch *van Beneden* die Homologie dieser Region beim männlichen Blastostyl mit der des weiblichen ganz richtig erkannt, deutete sie aber in anderer Weise. Die Keimzone ist nur kurz und bildet eigentlich nur den Uebergang von der engen Cambium-Zone zu dem dicksten Theil des ganzen Blastostyls der „région gastrique" *van Beneden*'s. Diese verjüngt sich allmählich nach unten und wird zu einem kürzeren oder längeren Stiel, mittelst dessen das Blastostyl vom Wurzelgeflecht entspringt.

Was die morphologische Bedeutung dieser verschiedenen Regionen betrifft, so glaube ich jetzt, dass sie alle vier zusammen dem langgestreckten Köpfchen des Hydranthen entsprechen, welches gross und dick ist und grade wie die région gastrique des Blastostyls ganz allmälich in den Stiel

1) „De la Distinction originelle du Testicule et de l'Ovaire" Bruxelles, 1874, p. 20.

übergeht. Die „région cambiale“ halte ich für eine Bildung neueren Datums, entstanden durch Anpassung des ehemaligen Hydranthenköpfchens an die speciellen Verhältnisse der Gonophoren-Erzeugung. Das „renflement terminal“ entspricht nur demjenigen Theil des Hydranthen-Köpfchens, der die Tentakeln und den Rüssel trägt. Ehe ich noch Hydractinia selbst genau untersucht hatte glaubte ich dieses renflement dem ganzen Hydranthenköpfchen homologisiren zu müssen und dann hätte die „région cambiale“ dem Theil des Hydranthen entsprochen, der unmittelbar unter der Halseinschnürung liegt, wie sie bei vielen Arten, wenn auch nicht bei Hydractinia vorkommt.

Was die functionelle Bedeutung dieser verschiednen Abschnitte des Blastostyls betrifft, so findet man die Entodermzellen der Gastralzone sowohl als der Kopfanschwellung fast immer mit feinkörniger Nahrungsmasse erfüllt, während die Keimzone und die Cambiumzone ganz oder fast ganz frei davon sind. Die Bedeutung der Keimzone ist im Allgemeinen von selbst klar, das Genauere darüber soll unten angegeben werden, dagegen ist die Bedeutung der Cambiumzone nicht ohne Weiteres zu verstehen. Ihr Ektoderm ist dünn und einschichtig, ihr Entoderm zwar auch einschichtig, aber sehr auffallend durch die grosse Länge der Zellen bei sehr geringer Dicke. *Van Beneden* hat dies schon hervorgehoben: „elles (les cellules) sont fortement serrées les unes contre les autres. Leurs limites sont difficiles à apercevoir; leur noyau clair est très petit et plus ou moins rapproché de la base d'insertion de la cellule sur la lame hyaline. Ces cellules sont formées d'un corps protoplasmatique finement, mais uniformément granuleux. On n'y trouve jamais aucune trace ni de vacuole, ni de liquide hyalin, ni de globules réfringents, ni de matière pigmentaire d'aucune sorte. Mais chaque cellule porte à son extrémité un cil vibratile presque toujours unique“ [1]).

Die Massenhaftigkeit der kleinen Kerne dieser vielzelligen Zone und ihr allmälicher Uebergang nach oben und unten in die gewöhnlichen Kerne der Entodermzellen, zugleich das unmittelbare Anstossen der Keimzone, zwischen deren Kernen und den Kernen der Cambiumzone man Uebergänge in Menge zu sehen glaubt, legen zuerst den Gedanken nahe, dass die Cambiumzone die eigentliche Keimzone sei. Dem ist aber bestimmt nicht so. Sie ist vielmehr nur diejenige Zone, in welcher das Wachsthum des Blastostyls am stärksten vor sich geht und in welcher die stärkste Flimmerbewegung stattfindet. Dass die Cambiumzone Nichts direkt mit der Keimbildung zu thun hat, geht schon daraus hervor, dass sie auch bei Podocoryne vorhanden ist, wenn auch nicht in so ausgebildeter Form, obgleich dort die Keimzellen erst in der Medusenknospe entstehen. Allein auch das starke Wachsthum, welches thatsächlich grade oberhalb der Keimzone stattfindet und eine stetige langsame Verschiebung der Keimzone nach oben zur Folge hat, würde eine solche Zerspaltung des Entoderms in sehr zahlreiche, aber sehr schmale Zellen durchaus nicht bedingen. Das Ektoderm dieser Zone mit seiner einfachen Schicht grosser Zellen lehrt das am besten. Die Bedeutung dieser Zone muss mit der Vervielfältigung der Entodermzellen zusammenhängen. Ich finde sie in der dadurch möglich gewordenen grossen Anzahl von Geisseln. Jede Zelle trägt nur eine Geissel; wenn es also darauf ankommt, einen starken Strudel zu erzeugen, so wird eine möglichst feine Zerspaltung der Entodermmasse in viele schmale Zellen das geeignete Mittel dazu sein. Ich schliesse also aus dem histologischen Bau dieser Zone, dass eine starke Strudelwirkung an dieser Stelle beabsichtigt wurde und finde diese Ansicht bestätigt durch zwei Bemerkungen *van Beneden*'s, von denen die eine sagt, dass die Cilien hier sehr lang sind, ähnlich den Geisseln der Flagellaten, die andre aber direkt

1) A. a. O. p. 34.

bestätigt, dass in dem trichterförmigen Abschnitt, der die Gastralzone und die Cambiumzone verbindet, die Flimmerbewegung am auffallendsten ist [1]).

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Van Beneden hat gezeigt, dass die Eizellen von Hydractinia im Entoderm der „région germinative" entstehen und zwar schon vor der Bildung der ersten Gonophoren. Diese Thatsache kann ich durchaus bestätigen; auf Schnitten junger Blastostyle findet man bereits einzelne unverkennbare Eizellen in der Tiefe des Entoderms dieser Zone und andre Zellen liegen dort, deren grösserer Kern und leuchtendes Kernkörperchen sie als werdende Eizellen erkennen lässt. Die région germinative ist also in der That die Keimstätte der Eizellen, der Ort, an welchem dieselben sich aus andern Zellen differenziren. Es fragt sich aber, aus welchen Zellen sie sich differenziren, und in diesem Punkt muss ich von *van Beneden*'s Anschauung abweichen. *Van Beneden* lässt sie aus einzelnen der gewöhnlichen geisseltragenden Epithelzellen entstehen, indem diese die Geissel einziehen und unter die Oberfläche des Entoderms untertauchen, um sich dann später mehr und mehr von dem umgebenden Epithel unabhängig zu machen. Gleichzeitig erfolgt die allmälige Umwandlung des Zellkörpers und des Kernes zum feinkörnigen Plasma der Eizelle und zum Keimbläschen. Man findet alle Uebergänge zwischen den grossen Keimbläschen und den kleinen Kernen der schmalen prismatischen Zellen der Cambium-Zone, und andrerseits gehen die schmalen Zellen der Keimzone ganz allmälig in die grossen Zellen der Gastralzone über. So *van Beneden* (p. 36). Es ist völlig richtig, dass die Epithelzellen der verschiednen Regionen allmälig ineinander übergehen, dass also z. B. Uebergänge vorkommen von den schmalen, länglichen Kernen der Cambium-Zone zu den ovalen der Keimzone. Auch von diesen zu den Keimbläschen der Eizellen lassen sich scheinbar Uebergangsreihen auffinden, allein es fragt sich, ob diese nicht blos von formalem Werth sind, ob sie wirklichen genetischen Reihen entsprechen?

Soviel glaube ich ganz bestimmt angeben zu können, dass die Eizellen nicht aus bereits differenzirten Entodermzellen hervorgehen. Dies wird schon dadurch bewiesen, dass bereits die jüngsten, als solche erkennbaren Eizellen in der Tiefe des Entoderms liegen (Taf. XXIII, Fig. 9, *eiz*) und dass in ihrer Nähe, ebenfalls auf der Stützmembran und weit von der Oberfläche des Entoderms entfernt, einzelne Zellen vorkommen, welche offenbar im Begriff sind, sich zu Eizellen zu differenziren; ihr kugliger heller, grösserer Kern lässt sie vor den umgebenden Zellen hervortreten (Fig. 9, *kz*, Fig. 8, *kz*). Von diesen noch undifferenzirten Keimzellen führen aber unmerkliche Uebergänge zu andern Zellen mit kleineren, aber auch kreisrunden Kernen hin, die theils der Stützmembran aufsitzen, theils in der Dicke des Entoderms drin stecken (Fig. 8, *kz*).

Es fragt sich nun, woher stammen diese noch nicht differenzirten Keimzellen? Die nächstliegende Annahme wäre die, dass sie durch Proliferation der entodermalen Epithelzellen entstanden sind, deren Theilung nicht blos der Länge nach — wie gewöhnlich — sondern auch der Quere nach erfolgt sei, womit natürlich die eine Theilhälfte in die Tiefe gerückt wäre. Diese Annahme ist so einfach, scheinbare Uebergänge von den reinen Epithelial-Kernen bis zu den Kernen dieser Keimzellen sind so zahlreich, dass es fast gesucht erscheint, dagegen noch eine andere Möglichkeit abzuwägen, und dennoch neige ich mich mehr der letzteren zu. Es könnten nämlich diese Zellen auch eingewanderte Ektodermzellen sein. Dafür spricht einmal die Lage der Keimzellen unmittelbar auf der Stützlamelle, während sonst das Entoderm bekanntlich nicht geschichtet ist, dann die Be-

1) A. a. O. p. 35.

schaffenheit des Kerns, der in Grösse, kreisrunder Gestalt und schwacher Tingirbarkeit mit vielen Ektodermkernen auffallend übereinstimmt und schliesslich der Umstand, dass das Ektoderm der Keimzone geschichtet ist und sich in lebhafter Zellvermehrung befindet. Letzteres steht nicht in Widerspruch mit der Angabe *van Beneden*'s, nach welcher „dans la région germinative du corps aussi bien qu'à la surface des sporosacs, l'ectoderme est toujours formé d'une seule couche de cellules" (p. 30). Dies ist für ältere, bereits mit Gonophoren beladene Blastostyle ganz richtig, junge Blastostyle aber haben in der Keimzone ein dickes, mehrfach geschichtetes Ektoderm, welches erst an der Cambium-Zone ganz plötzlich in ein einschichtiges übergeht (Fig. 1. *KZ* u. *Cambz*). Wenn man ein ganz junges Blastostyl in Querschnitte zerlegt, so bekommt man im unteren Theil der Cambium-Zone ein dünnes, beinah noch einschichtig zu nennendes Ektoderm und ein sehr dickes nur aus den langen, schmalen Cambium-Zellen bestehendes Entoderm (Fig. 7). Am Beginn der Keimzone findet man dann das Ektoderm plötzlich fast doppelt so dick und seine Zellen in starker Vermehrung. Zugleich hat das Entoderm eine andre Beschaffenheit angenommen, die Kerne sind heller und zugleich grösser, und die Epithelzellen stehen nicht mehr alle auf der Stützlamelle auf, da kurze rundliche Zellen an vielen Stellen die Stützmembran besetzt halten (Fig. 8, *kz*). Leider kann man auf den Schnitten die Zellgrenzen nicht immer und überall erkennen, so dass es im einzelnen Fall nicht immer möglich ist, zu entscheiden, ob ein Kern einer durchlaufenden Zelle angehört oder einer eingeschalteten. Jedenfalls kommt Beides vor und beide Arten von Zellen sind in Vermehrung begriffen, wie denn auch *van Beneden* schon angibt, dass die Epithelzellen dieser Region häufig zwei Kerne enthielten und wie andrerseits förmliche Kern-Nester um die in der Tiefe sitzenden undifferenzirten Keimzellen die Vermehrung dieser Letzteren anzeigt. Die Aehnlichkeit der Ektoderm-Kerne mit den Kernen der tiefen Entodermschicht tritt in Wirklichkeit noch mehr hervor als auf der Zeichnung, wo diese feinen Unterschiede nicht voll zum Ausdruck gebracht werden können (Fig. 8, *ukz* u. *kz*). Mitten in der Keimzone (Fig. 9) findet man dann dasselbe dicke, geschichtete, hier und da mit Nesselkapseln (*nk*) besetzte Ektoderm und ein Entoderm, in dessen Tiefe differenzirte, aber noch ganz junge Eizellen liegen, sowie noch undifferenzirte Keimzellen (*kz*). Das Epithel befindet sich immer noch in Vermehrung, wenn auch lange nicht mehr so stark wie auf dem vorigen Schnitt.

Längsschnitte junger Blastostyle bestätigen das Ergebniss der Querschnitte. An einem sehr jungen Blastostyl lag noch keine einzige differenzirte Eizelle in der Keimzone, wohl aber mehrere jener undifferenzirten Keimzellen unmittelbar auf der Stützmembran und an der Stelle des wuchernden Ektoderms. Ich habe auf Abbildung dieses Schnittes verzichtet, dagegen in Taf. XXIII, Fig. 1 ein um Weniges älteres Blastostyl abgebildet, bei dem jederseits zwei junge Eizellen in dem oberen Theil der Keimzone liegen, etwas tiefer aber mehrere undifferenzirte Keimzellen. Später schieben sich dann oberhalb der schon vorhandenen Eizellen neue junge ein, so dass ziemlich regelmässig die Grösse der Eizellen in der Keimzone und ebenso die Grösse ihrer Keimbläschen von unten nach oben abnimmt. Die unteren treten dann zuerst in Gonophoren ein und später sprossen neue Gonophoren unmittelbar über den alten hervor, wie dies *van Beneden* bereits beschrieben und abgebildet hat; die Keimstätte verschiebt sich also hier, wie bei den meisten Hydroiden, im Laufe des Wachsthums nach oben. Fig. 4 zeigt die Keimzone eines älteren Blastostyls im Längsschnitt, soweit sie oberhalb des obersten Gonophors liegt. Man sieht hier, wie die Eizellen nach oben hin rasch an Grösse abnehmen, wie sie alle unmittelbar auf der Stützlamelle aufliegen und wie die Bildung neuer Eizellen durch kleine Keimzellen vorbereitet wird, welche durch Theilung sich vermehren (*kz*, *kz'*) und alle ebenfalls auf der Stützlamelle fussen. Von den Zellen der Cambium-Zone unterscheiden sie sich

wesentlich und können also nur entweder von den einmal vorhandnen noch undifferenzirten Keimzellen der Keimzone abstammen oder an dieser Stelle von aussen eingedrungen sein. Gegen die letztere Annahme spricht aber entschieden die Regelmässigkeit in der Grössenabnahme der Eizellen nach oben hin.

Die Bildung der Gonophoren ist von *van Beneden* bereits so eingehend geschildert worden, dass ich mich kurz fassen kann. Er hat nachgewiesen, dass dieselben zwar zuerst nur doppelwandige Blindsäcke sind, dass aber sehr bald schon eine Ektodermwucherung sich an ihrer Spitze bildet, zuweilen sogar eine förmliche Ektoderm-Einstülpung. Wenn er diese als „organe testiculaire" bezeichnete, so wollte er dadurch die Homologie mit der Anlage des Spermariums beim männlichen Gonophor bezeichnen. Er hielt die Verhältnisse bei Hydractinia für ursprüngliche, glaubte, dass Ovarium und Spermarium von jeher getrennt und selbstständig, das Erstere im innern, das Zweite im äussern Keimblatt entstanden, dass aber diese beiden Organe früher in einem zwittrigen Gonophor vereinigt gewesen seien. Uebrigens übersah er keineswegs die Homologien zwischen dem Gonophor der Hydractinia und einer Meduse, nannte vielmehr die Entoderm-Lamelle, welche durch das Hereinwachsen des „organe testiculaire" entsteht, „lame médusoide" und verglich ausdrücklich das innere Blatt seines „organe testiculaire" mit dem „ectoderme du manubrium", das äussere mit der „couche ectodermique du sousombrelle des Méduses". Allein auf Grund seiner allgemeinen Anschauungen musste er den Glockenkern in erster Linie als Anlage des Spermariums ansehen als „organe testiculaire", welches im männlichen Gonophor zur vollen Entfaltung gelangt, im weiblichen aber rudimentär bleibt, eine Reminiscenz an die irrthümlich angenommene zwittrige Vergangenheit der Art. Wenn aber auch die Auslegung *van Beneden*'s eine irrige war, so hat er doch zuerst den medusoiden Bau des Gonophors bei Hydractinia nachgewiesen, wie er denn auch gezeigt hat, dass schon vor der Bildung des Glockenkerns das junge Gonophor Eizellen in seinem Entoderm enthält. Auch in der weiteren Entwicklung der Eier im Gonophor bin ich völlig mit ihm einverstanden bis auf einen Punkt, auf den ich selbst lange Zeit nicht geachtet hatte, bis ich durch theoretische Erwägungen, deren Bedeutung erst im allgemeinen Theil klar gelegt werden kann, darauf geführt wurde. Die Eizellen bleiben nämlich nicht im Entoderm liegen, sondern wandern durch die Stützlamelle ins Ektoderm aus. Die Auswanderung muss sehr früh schon vor sich gehen, kurze Zeit nachdem der Glockenkern sich in zwei Blätter gespalten hat und nun tiefer in das Entoderm hineinwächst. Gleichzeitig mit diesem Vorgang erhebt sich die vorher eingedrückte Kuppe des Entodermschlauchs zum Spadix, und dies muss der Zeitpunkt sein, in welchem die Eizellen die Stützlamelle durchbrechen, um sich um den Spadix herumzulagern. Leider reichte mein Material nicht dazu aus, den Vorgang der Auswanderung auf Schnitten zu verfolgen. Allein die Thatsache selbst lässt sich unschwer constatiren; noch an ziemlich grossen Gonophoren lässt sich auf Schnitten deutlich die Stützlamelle innerhalb der Eizellen erkennen; während sie aber vorher glatt unter diesen weglief, sendet sie jetzt spitze Ausläufer in die Lücken zwischen den rundlichen Eizellen hinein, welche natürlich von Entodermzellen getragen werden. So liegen dann also die Eizellen zwar ausserhalb der Stützlamelle, werden aber trotzdem von drei Seiten her vom Entoderm umfasst, wenn auch nicht so vollständig, wie dies bei gewissen Siphonophoren der Fall ist (Galeolaria, Hippopodius). Später wird die Stützlamelle sehr dünn und ist dann auch auf Schnitten nicht mehr leicht zu erkennen. Auch *van Beneden* hat die Fortsätze gesehen, welche das Entoderm zwischen die Eizellen hineinschickt und zeichnet[1]) ausserdem

1) a. a. O. Taf. I, Fig. 20, *cio*.

noch solche Füllzellen (cellules interovalaires) in die Spalten, welche auf der äussern Fläche zwischen den Eizellen bleiben. Diese Letzteren gehören dem Ektoderm an und sind der letzte Rest des innern Blattes des Glockenkerns oder — was dasselbe ist — das Ektoderm des Manubriums.

Reife Eier habe ich nicht beobachtet, nach *van Beneden* besitzen dieselben keine Eischale, werden also unter dem Schutze des Gonophors, aus welchem sich der Spadix zurückzieht, die Entwicklung zur Planula-Larve durchlaufen.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Ich muss auch hier wieder mit der Darstellung *van Beneden*'s beginnen. Nach derselben verhält sich die Entwicklung der Spermarien so, wie sie später von *Ciamician* für Tubularia nachgewiesen und von mir bestätigt wurde, d. h. das Spermarium differenzirt sich aus dem innern Blatt des Glockenkerns.

Die männlichen Gonophoren sind wie die weiblichen Medusoide, deren Glockenhöhle durch das vom Spermarium angeschwellte Manubrium vollständig ausgefüllt wird. Dies zeigte auch hier zuerst *van Beneden* gegenüber der früheren durch *Allman* vertretenen Ansicht, nach welcher nur eine Ecto- und Endotheca vorhanden sein, die sog. Mesotheca aber fehlen sollte.

Das junge Gonophor ist wie überall eine doppelwandige Hohlknospe, die sich aber nach *van Beneden*'s Beobachtungen dadurch von der weiblichen Gonophoren-Knospe unterscheidet, dass sie noch keine Keimzellen enthält. In der Spitze dieser Knospe bildet sich dann ein Glockenkern oder wie *van Beneden* diese Wucherung des Ektoderms nennt: ein „bourgeon testiculaire". Durch das Hereinwachsen desselben entsteht die „lame médusoide" (Entodermlamelle) ganz wie beim Weibchen und der Glockenkern spaltet sich in zwei Schichten oder Blätter, von denen das obere nur dünn ist, das untere dagegen mehrschichtig; Ersteres wird zu der dem Subumbrellar-Epithel homologen Zellenlage, Letzteres bildet das Spermarium und entspricht dem Ektoderm-Ueberzug des Manubrium.

An dieser Darstellung *van Beneden*'s ist Alles richtig mit Ausnahme des Ursprungs der Keimzellen. Er ist demselben Irrthum verfallen, dem viele Beobachter in Bezug auf den Ursprung der Spermarien bei gewissen Siphonophoren verfallen sind. Sowohl bei den Physophoriden als den Calycophoriden glaubten *Keferstein* und *Ehlers*, *Claus* und Andere die Spermarien aus dem Glockenkern hervorgehen gesehen zu haben. Allein bei allen diesen Formen und so auch bei Hydractinia entstehen die Keimzellen nicht im Glockenkern, sondern im Entoderm des Gonophoren-Trägers, bei Hydractinia also des Blastostyls. Dieselbe Zone, welche bei den weiblichen Blastostylen die Eizellen liefert, bringt bei den männlichen Blastostylen männliche Keimzellen hervor, nur in sehr viel grösserer Menge. Diese Keimzellen wandern dann ganz wie die Eizellen in ein junges Gonophor ein, durchsetzen wie diese die Stützlamelle und wandern in das innere Blatt des Glockenkerns ein, ehe noch ein Spadix sich gebildet hat. Wenn man ihre Herkunft nicht verfolgt hat, muss man dann glauben, sie seien im Glockenkern selbst entstanden und dies lag um so näher, als es ja Arten gibt, bei denen der Glockenkern wirklich die Keimzellen liefert.

Dass dem hier nicht so ist, davon kann man sich an jedem Schnitt eines Blastostyls aus der Keimzone überzeugen. Taf. XXIII, Fig. 5 ist ein solcher Schnitt, der die Gonophoren-Knospe (*Gph*[1]) in der Medianebene getroffen hat, die Blastostylwand aber in schräger Richtung. Die kleinen, stark tingirten Kerne der Cambiumzone (*CambZ*) erscheinen weil quer oder schräg getroffen, mehr oder weniger kreisrund und auf sie folgt nun die Keimzone (*KZ*), deren Entoderm nur aus kleinen Zellen von unregelmässig polygonaler Form und mit kreisrundem, schwach tingirtem Kern zu bestehen scheint,

die in vielfacher Lage aufeinander geschichtet direkt in das Entoderm der Knospe sich fortsetzt. Dies sind die Keimzellen, wie ihre weitere Entwicklung lehrt. Nicht an allen Stellen lassen sie sich von den Epithelzellen des Entoderms mit Sicherheit unterscheiden, wenigstens nicht auf den Schnitten. Am lebenden Thier — falls dieses durchsichtig genug ist — würde man die Epithelzellen an ihren Geisseln erkennen. Uebrigens gibt es viele Stellen, an denen man auch auf den Schnitten die Epithelzellen recht wohl von den Keimzellen unterscheiden kann und zwar dort (bei *KZ'*), wo sie längliche und dunkel tingirte Kerne besitzen, während sie wieder an andern Stellen (bei *KZ*) scheinbar dieselben Kerne haben, wie die darunter liegenden Keimzellen.

Diese Letzteren nun erfüllen das ganze Entoderm des jungen Gonophors von vornherein. Da ich sie nicht im Leben beobachtet habe, so kann ich nicht sagen, ob sie jetzt schon Bewegungen erkennen lassen, jedenfalls aber treten solche ein, sobald der Glockenkern, der in Fig. 5 bereits eine quere Spalte aufweist, sich ein Wenig weiter entwickelt hat, denn nun beginnt die Einwanderung. Fig. 6 zeigt eine etwas ältere Gonophoren-Knospe im Längsschnitt, bei welcher bereits eine geschlossene Entoderm-Lamelle gebildet (*entl*) und der Glockenkern erheblich gewachsen ist. Eine Spalte konnte ich in Letzterem nicht wahrnehmen, doch wird sie wohl vorhanden gewesen und durch die rasche Schwellung des unteren (proximalen) Glockenkern-Blattes verdeckt gewesen sein. Denn in dieses Letztere sind bereits eine grosse Menge von Keimzellen eingewandert, andere liegen in der Seitenwand des Entodermschlauchs und noch andere haben grade die feine Stützlamelle der Entodermkuppe durchbohrt und liegen halb im Glockenkern, halb noch im Entoderm; bei *kz'* schien die Stützlamelle unterbrochen und an ihrer Stelle lag eine Gruppe von Keimzellen. Ich will damit nicht sagen, dass das ganze Stück fehlte, wahrscheinlich war die Lamelle nur siebförmig durchlöchert und nur deshalb nicht sichtbar, weil die Keimzellen in und an ihr ihren Contur undeutlich erscheinen liessen. Auch auf diesem Schnitt sieht man in der quer getroffenen Wand des Blastostyls zahlreiche grössere und kleinere Keimzellen, die alle in einfacher (rechts), oder mehrfacher Schicht (links) unter dem Epithel liegen, auch erkennt man schon die weitere Entwicklung des Gonophors, denn die Entodermkuppe (*entk*), welche in Fig. 5 durch den Glockenkern konkav eingedrückt ist, hat hier bereits begonnen eine schwach konvexe Wölbung zu bilden, die erste Andeutung des sich bildenden Spadix. Während die Keimzellen nach und nach alle in den Glockenkern wandern, wächst die von ihnen gereinigte Ektodermkuppe zu dem langen, fingerförmigen Spadix empor, welcher dann vom Spermarium wie von einem Cylindermantel umgeben wird. Damit ist die schon durch *van Beneden* bekannte, von ihm in seinen Figuren 12, 13 und 14 abgebildete Form erreicht.

Das weitere Wachsthum des Spermariums und die histologische Entwicklung der Samenelemente zu schildern ist nicht meine Absicht, dagegen muss ich mich zurückwenden zur Prüfung der Frage nach der Herkunft der Keimzellen.

Auf den ersten Blick sieht es ganz so aus, als entstünden die Keimzellen aus den Zellen der Cambium-Zone. Besonders auf schräg gefallenen Schnitten wie in Fig. 5, wo die Cambium-Zone breiter erscheint, als sie ist und ihre länglichen Kerne mehr kreisförmig, glaubt man leicht, direkte Uebergänge zwischen den dunkel tingirten Kernen dieser Zone und den hellen, kreisrunden Kernen der Keimzellen zu sehen. Dies ist aber ein Irrthum, der darauf beruht, dass die Keimzellen nach aufwärts gegen die Cambium-Zone kleiner werden (wie bei den Weibchen) und dass eine Lage von ihnen sich auf der Stützlamelle unter den Cambiumzellen eine Strecke weit nach aufwärts vorschiebt. Fig. 3 gibt davon eine klare Anschauung; sie zeigt die Wand eines schon Gonophoren tragenden

Blastostyls oberhalb dieser Gonophoren im Längsschnitt; in der Keimzone liegen unter den Epithelzellen des Entoderms mehrfach geschichtete Keimzellen (*kz*) und eine einfache Lage derselben (*kz'*) zieht sich eine Strecke weit unter den Zellen der Cambium-Zone hin, ohne indessen irgend welche Uebergänge zu den Cambium-Zellen zu zeigen. (Dass die Cambium-Kerne auf diesem Schnitt weiter oben (*CambZ'*) rundlicher werden liegt nur an der veränderten Schnittrichtung). Dasselbe Resultat erhält man durch Querschnitt-Serien. Fig. 10 zeigt einen Querschnitt der Cambium-Zone eines älteren Blastostyls und zwar den ersten Schnitt von oben an gerechnet, der Keimzellen enthält. Dieselben (*kz*) liegen auch hier direkt auf der Stützlamelle (*st*) und zeigen keinerlei Aehnlichkeit mit den Cambium-Zellen. Dies ist der sechste Schnitt von oben, Fig. 11 zeigt den zehnten. Hier ist ausser dem Blastostyl (*Blst*) auch die Basis einer jungen Gonophoren-Knospe getroffen (*Gph*), deren Entoderm mit Keimzellen angefüllt ist. In der Blastostylwand selbst sind die Keimzellen sehr ungleich vertheilt, auf der dem Gonophor zugekehrten Seite liegen nur wenige, auf der entgegengesetzten Seite eine vielfach geschichtete Lage, ein Verhältniss, das wohl in der Auswanderung der Keimzellen in das Gonophor seine Erklärung findet.

Wenn aber die Keimzellen nicht von den Zellen der Cambium-Schicht abstammen, so hat es doch ganz den Anschein, als ob sie von den Entodermzellen der Keimzone ihren Ursprung nähmen. Es hält wenigstens nicht schwer eine Reihe von Uebergängen zwischen den Kernen der eigentlichen Epithelschicht (der innersten) und den Kernen der entschiedenen Keimzellen aufzufinden und durchaus nicht immer lässt sich bestimmt sagen, ob ein Kern einer Epithelzelle oder einer Keimzelle angehört. Die Extreme allerdings sind leicht auseinander zu halten, schon durch die weit bedeutendere Grösse der Kerne bei den Keimzellen (Fig. 11, *kz*); ihre kreisrunde Form und ihre schwächere Tinction, allein es gibt auch zahlreiche kleinere Kerne, die schwach gefärbt sind und deren Gestalt sich der ovalen Form der Epithelzellen nähert.

Trotzdem bin ich der Ansicht, dass die Keimzellen nicht von den Epithelzellen des Entoderms abstammen, sondern von eingewanderten Ektodermzellen und ich glaube, dass man für diese Ansicht hier noch kräftigere Anhaltspunkte besitzt, als bei den weiblichen Blastostylen.

Zunächst ist hervorzuheben, dass im Allgemeinen die grössten Keimzellen auf oder in der Nähe der Stützlamelle liegen, die kleineren weiter nach innen. Stammten die Keimzellen von den Epithelzellen des Entoderms ab und vermehrten sich dann weiter durch Theilung, so müsste es sich gerade umgekehrt verhalten, die kleinsten Zellen müssten am weitesten nach aussen liegen. Lagen dagegen die ersten Keimzellen auf der Stützlamelle und schoben dann ihre Theilprodukte weiter und weiter gegen das Centrum vor, dann musste ein Bild entstehen, wie es der Querschnitt des Blastostyls auf Fig. 11 darstellt. Dasselbe sieht man auch auf dem Längsschnitt Fig. 3, dagegen nicht mehr deutlich oder gar nicht mehr auf den Schnitten junger Gonophoren (Fig. 5 u. 11, *Gph*) und auch nicht immer in der unmittelbaren Nähe der Gonophoren, vermuthlich weil hier die Keimzellen-Masse bereits in aktiver Bewegung sich befindet und die ursprünglichen Lagenverhältnisse verschoben, die ursprünglichen Grössenunterschiede jüngerer und älterer Keimzellen durch Wachsthum ausgeglichen oder doch verwischt sind.

Dass die Keimzellen sich vermehren unterliegt keinem Zweifel und zwar scheint die gewöhnliche Form der Zelltheilung hier stattzufinden, während ich später, wenn das Spermarium bereits angelegt ist, vielkernige Zellen in demselben zu erkennen glaubte. Was nun hauptsächlich dafür spricht, dass es eingedrungene Ektodermzellen sind, von welchen die Keimzellen-Bildung ausgeht ist

einmal die völlige Uebereinstimmung der Kerne mit den Kernen vieler Ektodermzellen und dann der Befund bei ganz jungen Blastostylen.

Fig. 12 zeigt ein Stück eines Querschnitts der Keimzone grade am Ursprung einer Gonophoren-Knospe bei homogener Immersion möglichst naturgetreu gezeichnet. Das Ektoderm ist geschichtet und zeigt ausser Nesselkapseln (*nk*) und ihren Zellen eine grosse Menge grösserer und kleinerer Kerne und Zellen, deren physiologische Bedeutung sich nicht ohne Weiteres errathen lässt. Viele davon sind einfach Zellen des Integumentes, aber einige davon zeigen eine auffallende Aehnlichkeit mit den Keimzellen und grade diese liegen zum Theil dicht auf der Stützlamelle, nur durch sie von den Keimzellen getrennt. Damit soll nicht gesagt sein, dass grade diese Zell-Individuen wirklich Stammzellen der späteren Spermatoblasten seien, es soll nur die Aehnlichkeit beider Zellarten betont werden. Auf der andern Seite ist auch die Aehnlichkeit zwischen diesen hypothetischen Ur-Keimzellen und andern Zellen des Ektoderms so gross, dass dies schon verbietet, aus der blossen Form der Zellen auf ihre physiologische Bedeutung zu schliessen. Auch habe ich Grund zu der Vermuthung, dass die Einwanderung von Ektodermzellen ins Entoderm in eine frühere Zeit fällt, in die Zeit vor Bildung des ersten Gonophors.

Auf Längsschnitten ganz junger Blastostyle (Fig. 2) ist sowohl die Cambium-Zone als die Keimzone noch in der Bildung begriffen, in Letzterer besonders, aber auch an einigen Stellen der Ersteren sieht man unter den Epithelzellen des Entoderms helle rundliche Zellen mit kreisrundem Kern liegen. Theils stehen sie einzeln, theils in Reihen nebeneinander, theils in doppelter Lage übereinander. Es macht durchaus nicht den Eindruck, als hätten sie sich von Epithelzellen des Entoderms durch Theilung gebildet, vielmehr sieht es ganz so aus, als wären sie vom Ektoderm her eingewandert und hätten sofort begonnen, sich zu vermehren.

Angenommen es sei so, so erklären sich die Verhältnisse des reifen, Gonophoren-tragenden Blastostyls sehr einfach. Die eingewanderten Zellen vermehren sich durch Theilung und erzeugen so eine mehr oder minder dicke Schicht von Keimzellen, welche sowohl gegen die Leibeshöhle hin an Grösse abnehmen müssen, als nach oben gegen die Cambium-Schicht; auch erklärt es sich dann von selbst, warum sie auch unter der Cambium-Schicht sich eine Strecke weit hinerstrecken — sie dehnen sich dahin aus, wo Platz ist, da sie aber nicht durch Theilung von Entodermzellen entstehen, treten sie nicht mitten unter diesen zuerst auf, sondern brechen sich an ihrem Fuss Bahn, auf der Stützlamelle hingleitend.

Die vorausgesetzte Einwanderung direkt zu erweisen, ohne Zuhülfenahme der vergleichenden Methode ist mir wenigstens nicht möglich gewesen. Oefters glaubte ich eine Zelle in der Stützlamelle stecken zu sehen, allein die Kleinheit der Zellen und die Dünne der Stützlamelle nehmen einem solchen Anschein den beweisenden Werth. Ich zweifle auch, ob es möglich sein wird, am lebenden Blastostyl die Wanderung direkt zu beobachten. Dagegen wird es sich im allgemeinen Theil zeigen, dass aus der Vergleichung verwandter Arten sich entscheidende Gründe für die ektodermale Abstammung ableiten lassen, welche jede Unsicherheit in der Auslegung des Thatbestandes beseitigen.

Am Schluss muss ich noch erwähnen, dass auch *van Beneden* schon die männlichen Keimzellen an ihrer Keimstätte im Blastostyl gesehen hat, allerdings ohne es zu ahnen. Er beobachtete in der Region des männlichen Blastostyls, welche der weiblichen Keimzone entspricht hier und da Zellen mit merklich grösseren Kernen und bemerkt von diesen p. 56: „Il est impossible de confondre avec de jeunes oeufs les cellules endodermiques à grands noyaux que l'on trouve chez le mâle. Mais le

fait que certaines cellules tendent à se différencier des cellules voisines, démontre evidemment que cette région est homologue de la région germinative du gonosome femelle et que non seulement la couche cellulaire aux dépens de laquelle se forment les ovules chez les femelles, mais les ovules eux-mêmes se trouvent chez le mâle plus ou moins différenciés". *Van Beneden* nahm also diese Zellen für weibliche Keimzellen und folgerte daraus die Existenz eines rudimentären Ovariums bei der männlichen Hydractinia, wie er in dem Glockenkern des weiblichen Gonophors das Rudiment eines Spermariums erblickt hatte.

10. Heterocordyle Conybeari, *Allman.*

I. Vorkommen und Bau.

Diese interessante Art wurde von *Allman* in der Bucht von Glengariff in Irland entdeckt und scheint später nur noch von *Hincks* an einem Punkt der englischen Küste wiedergefunden worden zu sein. Sie ähnelt in ihrem „Trophosoma" so sehr der Dicoryne conferta *Alder*, dass es nach *Allman* (Tub. p. 294) schwer ist irgend einen Unterschied zwischen ihnen zu finden, sei er auch nur von specifischem Werthe. Auch das Gonosoma verhält sich sehr ähnlich, denn bei beiden werden die Gonophoren von besonderen Blastostylen hervorgebracht, welche der Tentakeln und des Mundes entbehren. Ein Unterschied liegt aber in der Stellung der Blastostyle, welche bei Dicoryne vom Stamm und den Aesten des baumförmig verästelten Stöckchens entspringen, und nur einzelne von den Wurzelschossen, während bei Heterocordyle alle Blastostyle direkt der Wurzel aufsitzen. Einigemale und zwar bei männlichen Kolonien fand ich sie sogar örtlich getrennt von den Hydranthen-Bäumchen, indem sie zu mehreren Hunderten einen besondern Theil des Stockes bildeten, in welchem gar keine Hydranthen vorkamen, ein wahrer Wald von Blastostylen.

Dicoryne ist ausserdem noch durch die sonderbaren, mit zwei tentakelartigen Fortsätzen versehenen Gonophoren ausgezeichnet, welche sich vom Stock loslösen und mittelst Flimmerbesatz frei umherschwimmen. Heterocordyle besitzt nur einfache, festsitzende Gonophoren.

Heterocordyle Conybeari scheint weit verbreitet zu sein, denn sie kommt auch im Mittelmeer vor, und zwar nicht grade selten im Golf von Neapel. Dort fand ich sie auf den Schalen verschiedener von Eupagurus Prideauxi bewohnter Schnecken, wie denn auch *Allman* sie stets auf Pagurus-Schalen beobachtete (Tub. p. 308). Wenn ich eine grössere Zahl solcher Schalen durchmusterte, fand ich immer einzelne, deren Hydroid-Ueberzug nicht aus der sehr häufigen Podocoryne carnea bestand, sondern aus Heterocordyle-Stöckchen. Es hielt nicht schwer, mir im März und April weibliche, wie männliche geschlechtsreife Stöcke in hinreichender Zahl zu verschaffen, um auch an Schnitten die Verhältnisse untersuchen zu können.

Die Stöckchen bilden einen niedrigen Rasen, der von netzförmigem Wurzelgeflecht aus sich erhebt und einerseits aus den niedrigen, schwach verzweigten Hydranthenbäumchen besteht, andrerseits aus den Blastostylen. Diese Letzteren sind immer unverzweigt, nur ein Viertel so hoch als die Hydranthen, einfach cylindrisch und im grössten Theil ihrer Länge mit Gonophoren dicht besetzt. Gegen die Spitze hin verjüngen sie sich, um dann noch einmal ein Wenig anzuschwellen und in diesem kolbigen Endstück, welches offenbar dem tentakeltragenden Theil des Hydranthenköpfchens entspricht liegen einige grosse Nesselkapseln. Es fehlt aber jede Spur von Tentakeln und von einer

Mundöffnung. Unterhalb dieses breiten Endstücks folgt die Region der Gonophoren, welche bis zu dem ganz kurzen Stiel hinabreicht; sie sitzen in nicht ganz regelmässigen Wirteln zu vieren oder mehreren dem Blastostyl auf und es können sich bis acht solcher Wirtel folgen.

Beiderlei Geschlechtszellen entstehen nicht in den Gonophoren, sondern in der Wandung des Blastostyls und zwar beide im Ektoderm und aus Ektodermzellen. Die Art ist also wie die vorhergehenden coenogon und die Gonophoren-Region ist zugleich die Keimzone.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Wenn man ein weibliches Blastostyl in Längs- oder Querschnitte zerlegt, so kann man ohne Schwierigkeit die Herkunft der Eizellen ermitteln. Man findet dann zahlreiche Eizellen des verschiedensten Alters im Ektoderm der Blastostylwand und zwar nur in demjenigen Abschnitt derselben, der als Keimzone bezeichnet wurde. In dieser Region, die den grössten Theil des ganzen Blastostyls in sich begreift, besitzt das Ektoderm eine rauhe, ungleiche Oberfläche, indem es kürzere oder längere Wülste oder Zotten bildet, meist längslaufende (Taf. XI, Fig. 7, *Z, Z*). Dieselben sind nicht etwa Gonophoren-Knospen, sie haben vielmehr mit der Bildung der Gonophoren direkt Nichts zu thun, das Entoderm nimmt an ihnen keinen Theil, allein in diesem wulstig aufgeworfenem Ektoderm bilden sich die Eizellen. Sie differenziren sich aus jungen Ektodermzellen der tieferen Lagen; wenigstens sah ich nie eine Eizelle an der Oberfläche des Ektoderms, wenn sie freilich auch andrerseits durchaus nicht blos auf der Stützlamelle lagernd gefunden werden, sondern ebenso häufig mitten unter den übrigen Ektodermzellen (Taf. XI, Fig. 7 u. 9). Die Ektodermzellen besitzen eine Grösse von 0,005—0,01 Mm., und man findet sowohl der Grösse als der Beschaffenheit nach alle Uebergänge zwischen ihnen und den jungen Eizellen. Die kleinsten Zellen, die bereits ausgesprochen die Charaktere der Eizelle an sich tragen — protoplasmatischen Körper, keimbläschenartigen Kern — messen 0,009—0,010 Mm., sind also nicht grösser als die grösseren Epithelzellen. Andrerseits finden sich Zellen, deren Körper schon protoplasmareich ist, während ihr kleiner Kern sich noch nicht oder kaum von den gewöhnlichen Ektodermzellen unterscheidet. Die Fig. 9 von Taf. XI gibt davon ein möglichst getreues Bild.

Die Eizellen wachsen im Ektoderm bis zu 0,03 Mm., vielleicht auch mehr heran und rücken dann in eine in der Bildung begriffene Gonophoren-Knospe ein. Jedes der birnförmigen Gonophoren enthält nur ein einziges Ei, wie schon *Allman* beobachtet hat, und der breite Spadix-Schlauch liegt der einen Eifläche ganz dicht an, ohne aber das Ei förmlich zu umschlingen (Fig. 7, *Gph*). Die Gonophoren haben keine Spur von medusoidem Bau, zeigen nur ein einfaches Ektoderm und den Spadix, müssen somit als Sporophoren (siehe: oben S. 15) bezeichnet werden.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Im äussern Ansehen unterscheiden sich die männlichen Blastostyle nicht wesentlich von den weiblichen; doch sind sie bedeutend kleiner. Die Gonophoren sitzen auch hier unterhalb des mund- und tentakellosen kolbigen, mit einer kleinen Nesselbatterie bewaffneten Köpfchens in unregelmässigen Wirteln, und auch die Wülste und Zotten des Ektoderms finden sich in ganz ähnlicher Weise hier wie dort. Jeder Wirtel besteht aus 4—6 gestielten birnförmigen Gonophoren und es können 5—6 Wirtel aufeinander folgen, so dass die Gesammtzahl der Gonophoren eines Blastostyls bis gegen 40 anwachsen kann.

Auch die Entstehung der Geschlechtszellen ist eine ganz ähnliche wie bei den Weib-

chen. In den verdickten Stellen des Ektoderms bemerkt man innerhalb der Keimzone hier und da Gruppen von Zellen, deren Kerne sich stärker mit Karmin färben als die der gewöhnlichen Epithelzellen; auch ihr Zellkörper nimmt leicht eine schwache Färbung an, ein Zeichen stärkeren Protoplasma-Gehaltes, als ihn die mit wässriger Lösung gefüllten, nur von wenig Protoplasma durchzogenen Epithelzellen besitzen. Eine scharfe Grenze zwischen diesen und jenen Zellen ist übrigens nicht zu ziehen, es finden sich eine Menge Uebergänge, und man würde überhaupt kaum berechtigt sein, die dunkel tingirbaren Zellen als männliche Keimzellen in Anspruch zu nehmen, wenn man nicht ganz ähnliche Zellen als Inhalt der Hodenanlage in jungen Gonophoren fände (Taf. XI, Fig. 8). Hier wie bei allen Hydroiden hat die primäre männliche Keimzelle nichts derart Charakteristisches, dass man sie losgelöst aus jedem Zusammenhang der Gewebe sofort als solche erkennen könnte. Wenn man aber die stark tingirbaren Zellgruppen des Ektoderms (Fig. 8, *spb*) mit den Samenbildnern der Hoden vergleicht und eine völlige Uebereinstimmung findet, während ähnliche Zellen nirgends im Entoderm gefunden werden, so ist der Schluss wohl gestattet, dass die Ersteren ebenfalls Samenbildner sind. Wenn weiter diese tingirbaren Zellen durch Uebergänge mit den gewöhnlichen Ektodermbildungen verbunden sind und dieselben nur in der Keimzone vorkommen, so wird auch der Schluss auf ihre Entstehung mittelst Umwandlung von Ektodermzellen gerechtfertigt erscheinen.

Die Entstehung und Ausbildung der Gonophoren wurde nicht im Einzelnen verfolgt, da sie nichts Besonderes darbietet. Nur den einen Punkt möchte ich hervorheben, dass auch an ihnen keinerlei Anklang an den Medusenbau zu erkennen ist. Sie stellen birnförmige Körper vor mit ebenso geformtem Spadix, der sich durch eine deutlich erhaltene Stützlamelle von dem darüber liegenden Hoden-Mantel scheidet. Nach aussen vom Hoden folgt nur noch eine ganz dünne und einschichtige Zellenhaut (Taf. XI, Fig. 8, *ekt'*), welche auf ihrer äussern Fläche eine dünne Perisarc-Schicht abscheidet (*ps*)[1]). Auf dieser kleben oft Körnchen fest, so dass man wohl annehmen muss, sie sei noch von einer Schleimschicht überzogen. Von einer Entoderm-Lamelle konnte keine Spur aufgefunden werden.

1) *Allman* schreibt den männlichen Gonophoren zwei Häute zu, seine Endotheca und Ectotheca. Dies steht nur scheinbar in Widerspruch mit meiner Angabe von nur „einer Zellenhaut", denn er bezeichnet selbst die Ectotheca als „apparently structureless". Dies ist sie in der That und somit also auch nur Zell-Ausscheidung.

11. Pachycordyle napolitana, *n. gen. et sp.*

I. Vorkommen und Bau.

Im November 1881 wurde mir auf der zoologischen Station zu Neapel eine aus grösserer Tiefe (vermuthlich etwa 40 Meter) stammende leere Schale von Murex trunculus gebracht, auf welcher sich ein sehr kleines Podocoryne-Stöckchen angesiedelt hatte, ausserdem aber noch ein Polypenstöckchen, das ich zuerst für die von *Wright* entdeckte Wrightia arenosa hielt, das sich aber bei genauerer Untersuchung als eine neue Art erwies und auch in keiner der bisher aufgestellten Gattungen unterzubringen war. Das Stöckchen besteht aus fadenförmigen, kriechenden Wurzeln, aus welchen in unregelmässigen Abständen und ziemlich zerstreut eine Anzahl niedriger und schwach verästelter Stämmchen mit zwei bis drei Hydranthen entspringen. Die Hydranthenköpfchen sind in der Jugend klein und schmal, fast spindelförmig wie bei Perigonimus, später aber werden sie dicke, kurze Keulen, ja oft nahezu Sphaeroide und erreichen die bedeutende Grösse von nahezu 1 Mm. Durchmesser. Von dieser Eigenthümlichkeit der Form habe ich den Namen entlehnt: παχυ κορδυλη, Dickkeule, wobei zugleich auf die nahe Verwandtschaft mit Heterocordyle durch die Wahl des Wortes für Keule hingedeutet ist. Das äussere Ansehen des Stöckchens erinnert am meisten an Heterocordyle, allein nicht nur ist die Gestalt der Hydranthen verschieden, sondern bei Heterocordyle entspringen auch die Gonophoren von besondern Blastostylen und in Menge beisammen, während sie hier einzeln an den Aesten und dem Stamm sitzen. Von Perigonimus unterscheidet sich die neue Art durch die Form der Hydranthen und die sessilen Gonophoren, von Wrightia durch die Form und Verästelung der Perisarcröhren, welche am Ende nicht trichterförmig sich erweitern, so dass der Polyp sich nicht in sie zurückziehen kann, von Bimeria durch den Mangel eines Perisarc-Ueberzugs auf dem Körper und den Tentakelbasen der Hydranthen.

Die Gattungscharaktere würden sich folgendermassen formuliren lassen:

Hydrophyton: schwach verästelter Hydrocaulus mit fadenförmiger Hydrorhiza, das Ganze bekleidet von starkem Perisarc; Hydranthen in erwachsenem Zustand dick keulenförmig mit einem Kranz fadenförmiger Tentakeln um die Basis des konischen Hypostom.

Gonosoma: sessile Gonophoren vom Stamm und den Aesten entspringend — so wenigstens im männlichen Geschlecht.

Die genauere Definition der Art würde etwa lauten:

Trophosoma: Hydrophyton aus Hydrocaulus in Form schwach verästelter röhrenförmiger bis 7 Mm. hoher und unregelmässig quer gerunzelter Stämmchen, die in unregelmässigen Abständen von kriechender Wurzel entspringen; das Ganze von ansehnlichem, selbstständigem Perisarc umkleidet bis

zum Hydranthenhals hinauf, wo das Perisarc-Rohr quer abgestutzt und ohne trichterförmige Erweiterung endet[1]); Coenosarc vielfach vom Perisarc zurückgezogen und durch Haftzipfel fixirt.

Hydranthen nicht zurückziehbar, spindelförmig bis dick keulenförmig, fast kuglig mit 14 bis 17 fadenförmigen aufwärts gerichteten Tentakeln, die in einem Kreis um die Basis des kurzen, konischen Rüssels stehen; ältere Hydranthenköpfchen bis fast 1 Mm. Durchmesser.

Gonosoma: männliche Gonophoren sessil, birnförmig, mit verästeltem Spadix, sitzen auf kurzem Stiel einzeln am Stamm und an den Seitenästen nahe ihrer Basis, ganz vom Perisarc umhüllt und meist auch noch von dünner Schlammschicht, die grössten mit Stiel 1 Mm. lang. Weibliche Gonophoren unbekannt.

II. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Die birnförmige Gestalt der Gonophoren und die Eigenthümlichkeit eines vielfach verästelten Spadix lassen dieselben den Gonophoren von Cordylophora ähnlich erscheinen, sie unterscheiden sich aber von jenen sehr bestimmt schon dadurch, dass die Spermatoblasten hier im Entoderm liegen, nicht wie dort im Ektoderm. Davon kann man sich an jedem Schnitt eines jungen oder alten Gonophors überzeugen: die Hodenzellen liegen stets unmittelbar auf den mit Nahrungspartikeln durchsetzten Entodermzellen und sind von ihnen weder durch eine structurlose Lamelle geschieden, noch setzen sie sich überhaupt mit scharfer Grenze von ihnen ab, sie dringen vielmehr bald mehr, bald weniger zwischen sie ein, ähnlich wie bei Corydendrium. Der Spadix ist im jungen Gonophor noch einfach, bald aber bilden sich Aussackungen an ihm, die zuerst zu tiefen Buchten, dann zu wirklichen Seitenästen werden und nun ringsum von Hodenmasse eingeschlossen sind. Bis zur Spitze des Hodens dringt nur der centrale Hauptast und endet dort mit breiter Endplatte. Irgendwelche Zweifel an der entodermalen Lagerung der Sexualzellen müssen fallen, wenn man sieht, dass die Samenzellen-Masse sich bis in das Entoderm des Gonophoren-Stiels hineinzieht.

Von den Cordylophora-Gonophoren unterscheiden sich aber die von Pachycordyle noch weiter dadurch, dass sie Medusoide sind, wenn auch stark reducirte. Auf Schnitten erkennt man mit aller Bestimmtheit, dass die dünne, vom Hoden meist etwas abgehobene Hülle des Gonophors aus den drei Schichten der Medusenglocke besteht, einer äussern und einer innern Ektodermlage, beide einschichtig, aber aus dichtstehenden Zellen gebildet und einer sehr dünnen und nur spärlich mit spindelförmigen Kernen besetzten Entodermlamelle. Erst gegen die Spitze des Gonophors verdickt sich auch die Entodermlage, ohne dass aber irgend eine Andeutung von Gefässen in ihr zu Stande käme. Auch von einem Glockenmund ist keine Spur vorhanden, dagegen erkennt man deutlich eine Ektodermschicht des Manubriums, wenn auch nicht leicht und nicht überall als sehr feines mit weit auseinander stehenden spindelförmigen Kernen besetztes Häutchen, welches auf den Schnitten nicht selten streckenweise von der Oberfläche des Hodens losgerissen ist und der Innenfläche der Glocke anhängt.

Nach diesem Befund kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Gonophor von Pachycordyle ein Medusoid ist und dass seine Bildung durch einen Glockenkern vermittelt wird, wenn es mir auch bei dem zu Gebote stehenden spärlichen Material nicht gelang, ganz junge, noch mit Glockenkern versehene Gonophor-Knospen im Schnitt zu erhalten.

1) So wird ein derartiges Verhältniss von den Systematikern bezeichnet; genauer würde man sagen müssen, dass das Perisarc-Rohr an seinem Rand scheinbar endet, in Wahrheit aber nur plötzlich ganz dünn und faltig wird und in diesem Zustand sich auf das Hydranthen-Köpfchen hinüberschlägt. Aehnlich verhält es sich bei vielen Tubulariden, wie *F. E. Schulze* bei Cordylophora schon gezeigt hat.

Es fragt sich nun zunächst, ob die Sexualzellen im Gonophor entstehen oder im Coenosarc, und es ist leicht zu sehen, dass dieselben kleinen farblosen Zellen mit stark tingirten kreisrunden Kernen, welche das junge Spermarium zusammensetzen, in gewissen Abschnitten der Zweige des Stockes reichlich enthalten sind und zwar im Entoderm. Sie finden sich zwar nicht überall, vielmehr sind weite Strecken des Entodermrohrs ganz frei von ihnen, aber in gewissen Keimzonen liegen sie in grosser Menge. Diese Zonen erstrecken sich über ein ziemlich grosses Stück der Aestchen oder Hydranthenstyle abwärts von der Stelle, an welcher ein Gonophor sitzt oder hervorzuknospen im Begriff steht. Weiter unterhalb im betreffenden Ast besteht das Entoderm aus hohen, cylindrischen Geisselzellen, die in einer Schicht nebeneinander liegen ohne irgendwelche interstitielle Zellen. Die Keimstätte liegt also im Entoderm, und es fragt sich nun, aus welchen Elementen des Entoderms diese Sexualzellen hervorgehen?

So schwierig nun auch im Allgemeinen die Frage nach der Herkunft männlicher Keimzellen zu beantworten ist, weil sie — wie schon mehrfach hervorgehoben wurde — sich nicht ganz scharf und bestimmt von andern Zellen des Hydroiden-Körpers unterscheiden lassen, so glaube ich doch bei dieser Art bestimmt angeben zu können, dass sie überhaupt nicht im Entoderm entstehen, sondern im Ektoderm und dass sie von dort erst ins Entoderm einwandern. Längsschnitte durch die Keimzone zeigen überall im Entoderm jene oben beschriebenen kleinen Keimzellen, manchmal einzeln, meist aber in Gruppen von 5—8 und mehr dicht zusammengedrängt. Sie liegen unmittelbar auf der Stützlamelle und über sie weg zieht eine Lage niedriger, mit Körnchenmasse gefüllter Entodermzellen; es macht ganz den Eindruck, als ob die Keimzellen von aussen ins Entoderm eingedrungen wären und die Entodermzellen von der Stützlamelle abgedrängt hätten. Dieser Eindruck wird noch wesentlich verstärkt, wenn man sieht, wie an vielen Punkten vollkommen ähnliche Zellen im Ektoderm liegen, auch dicht auf der Stützlamelle, wie bereit zum Eindringen ins Entoderm (Taf. VI, Fig. 6). Die Wanderung selbst ist freilich nicht zu beobachten und wäre es auch dann nicht, wenn man lebende Stöckchen zur Verfügung hätte, da das Perisarc zu undurchsichtig ist; dass aber die Zellen des Ektoderms die Fähigkeit besitzen, in die Stützlamelle einzudringen, davon kann man sich grade bei Pachycordyle mit Sicherheit überzeugen. Im Köpfchen der Hydranthen erreicht die Stützlamelle eine ungewöhnliche Dicke und übertrifft den Durchmesser einer grösseren Ektodermzelle um mehr als das Doppelte. Auf Schnitten sah ich nun wiederholt mitten in der Stützlamelle eine oder mehrere Ektodermzellen liegen. Durch die Härtung in absolutem Alkohol waren sie ein Wenig geschrumpft und man erkannte deutlich die Höhlung in der Substanz der Stützlamelle, welche sie vorher ausgefüllt hatten. Einmal fand ich eine Gruppe von fünf kleinen Ektodermzellen, die grade eben erst ihre Wanderung begonnen haben mochten, denn sie waren nur ganz wenig erst von aussen her in die Stützlamelle eingedrungen. Dies waren bestimmt keine Sexualzellen, denn einmal kommen Keimzellen im Köpfchen des Hydranthen kaum vor und dann unterschieden sie sich auch im Aussehen von solchen und waren kleiner.

Wenn aber gefragt wird, aus welchen Elementen des Ektoderms sich die Keimzellen bilden, so kann es kaum einem Zweifel unterliegen, dass sie aus jungen Ektodermzellen gebildet werden. Ausserhalb der Keimzone besteht das Ektoderm nur aus einer Lage von Zellen und aus einzelnen, der Stützlamelle aufsitzenden interstitiellen Zellen; es fehlen durchaus Elemente, die sich den Keimzellen vergleichen liessen. Innerhalb der Keimzone ist das Ektoderm erfüllt von Zellen, die sich in Vermehrung befinden (Fig. 6, *ekt*), eine Zellwucherung findet statt, und so ist wohl die wahrscheinlichste Annahme die, dass die Keimzellen aus den neuentstandenen jungen Zellen hervorgehen.

Ob man nun sagen soll, dass die Differenzirung zu Keimzellen schon im Ektoderm stattfinde oder erst nach ihrem Durchbruch ins Entoderm, darüber liesse sich streiten. Dass eine innerliche Differenzirung schon im Ektoderm in ihnen vorgeht, das beweist ja schon ihr Drang zum Auswandern, äusserlich aber vollzieht sich die Umwandlung doch wohl erst im Entoderm. Einzeln dringen jene „Ur-Keimzellen“ aus dem Ektoderm ins Entoderm herüber, vermehren sich hier und rücken zu einer mehr und mehr geschlossenen Lage zwischen Stützlamelle und Epithel zusammen. Hier werden sie also erst als Keimzellen erkennbar, wenn freilich auch ihr Bau — soweit man blos nach Präparaten schliessen kann — nicht wesentlich von dem früheren abweicht. Grade die rasche und anhaltende Vermehrung ist ein charakteristisches Kennzeichen der männlichen Keimzellen, und so wird man wohl berechtigt sein den Ort als Differenzirungsort oder Keimstätte zu bezeichnen, an dem dieser Charakter zuerst prägnant hervortritt. Die Keimstätte ist also entodermal, die Herkunft der Keimzellen aber eine ektodermale. Von der Keimstätte aus wandern sie aufwärts in die nächstobere Gonophoren-Knospe und hier bleiben sie im Entoderm liegen bis zu ihrer Reife, scheiden sich auch nicht durch eine etwa neu gebildete structurlose Lamelle von den Zellen des Spadix, eine der wenigen Ausnahmen von der allgemeinen Regel, welche dahin lautet, dass die Keimzellen, weibliche sowohl als männliche bei ihrer Reifung im Gonophor stets sich ins Ektoderm lagern, auch wenn sie vorher im Entoderm gewesen sind.

12. Die Gattung Eudendrium, *Ehrenberg.*

Da sich bei Eudendrium im Laufe der Untersuchung Verschiedenheiten in der Entstehung der Geschlechtszellen bei verschiedenen Arten herausgestellt haben, so ist es nöthig, zunächst die Artfrage festzustellen.

In *Allman*'s grossem Tubulariden-Werke finden sich dreizehn Arten dieser Gattung beschrieben, und seither hat derselbe Autor aus dem Material, welches die amerikanische Golf-Strom-Expedition mitbrachte, noch weitere acht Arten beschrieben [1]). Obwohl ich keineswegs behaupten will, dass diese Arten nicht gute seien, so ist es doch häufig sehr schwer, nach den Diagnosen allein mit Sicherheit zu bestimmen, da die unterscheidenden Merkmale, wie Art der Verästelung, zusammengesetzte oder einfache Beschaffenheit der Hauptäste oft innerhalb weiter Breiten zu variiren scheinen und scharfe Merkmale, wie die Natur der Blastostyle, der Bau der Gonophoren nicht in der Ausdehnung zur Verwendung gelangt sind, als es wünschenswerth wäre, hauptsächlich wohl wegen ungenügender Erhaltung der zur Untersuchung dienenden Exemplare.

Mir standen zwei Arten zur Verfügung. Die eine von ihnen fand ich an der Nordküste des Mittelmeeres bei Savona und Antibes, theils auf Felsen am Ufer wenige Fuss unter dem Wasserspiegel, theils am Kiel eines alten Schiffes. Sie bildete dort vier bis fünf Cent. hohe Büsche und Rasen, sass mit dichtem Wurzelgeflecht theils direkt auf dem Fels oder Holz, theils auf andern Thieren, Schwämmen und Bryozoen auf. Sie stimmt in den meisten Charakteren gut zu der Beschreibung, welche *Allman* von dem Eudendrium capillare Alder gibt, doch zeigt sie stets bei den weiblichen Blastostylen einen doppelten Tentakelkranz, während für E. capillare das Fehlen solcher Tentakel angegeben wird. Da es mir aus später anzugebenden Gründen unwahrscheinlich ist, dass bei irgend einem Eudendrium den weiblichen Blastostylen Tentakel gänzlich mangeln, so möchte ich fast glauben, dass sie ihrer Kleinheit halber hier übersehen wurden. Sollte sich indessen bei wiederholter Untersuchung des bisher nur an der Küste von England gefundenen Eudendrium capillare herausstellen, dass der betreffende Tentakelkranz wirklich fehlt, so würde meine Art als eine dem Mittelmeer eigenthümliche Varietät von Eud. capillare zu betrachten sein. Sie scheint im Mittelmeer verbreitet vorzukommen, denn ich erhielt sie später auch in Neapel.

Die zweite Art stammt ebenfalls aus dem Mittelmeer und zwar theils aus Neapel, theils aus Triest. Es ist dies die schon am Ende des vorigen Jahrhunderts von *Cavolini* beschriebene Sertularia

1) „Report on the Hydroida" etc., Cambridge 1877.

2) Später habe ich noch zwei Arten untersucht: Eud. rameum und Eud. ramosum, beide aber nur oberflächlich.

racemosa, die dann später theils als Eudendr. racemosum ein zweifelhaftes Dasein in den Systemen führte, theils ganz gestrichen und mit Eud. ramosum Linné vereinigt worden ist. *Hincks* führt unter den Synonymen von Eud. ramosum L. die Sertularia racemosa Cav. mit auf, allerdings mit einem Fragezeichen; *Allman* umgekehrt räumt ihr zwar einen Platz als besondere Art ein, fügt aber dann bei: „there can be no doubt, that Eud. racemosum is closely allied to the Eudendr. ramosum of Linnaeus." Nach *Allman* unterscheidet es sich von Letzterem hauptsächlich durch die mehr unregelmässige Verästelung und durch die zahlreicheren Kammern der männlichen Gonophoren. Das erste Merkmal ist nicht durchgreifend, denn ich habe allerdings unregelmässig verästelte Stöcke von Eud. racemosum in Menge vor mir gehabt, aber auch einen solchen von auffallend regelmässiger Verästelung. Auch die Anzahl der „Kammern" an den männlichen Gonophoren wird schwerlich zur Art-Definition zu brauchen sein, da sie wechselt an ein und demselben Stock, allein es gibt ein anderes Merkmal, welches die aus Neapel, aus den *Cavolini*'schen Grotten stammenden Exemplare scharf als eine besondere Art erkennen lässt: die Spaltung des Spadix bei den weiblichen Gonophoren, wie sie später genauer beschrieben werden soll. Diese ist bisher bei keiner Eudendrium-Art angegeben und auch von *Cavolini* übersehen worden. Indessen erkannte derselbe in den weiblichen Gonophoren „einen spiralförmig gewundenen Faden und in dessen Mitte das kleine Ei als rothen Kern"; auch zeigt eine der Abbildungen (Taf. VI, Fig. 4 a. a. O.) deutlich die Widderhorn-artige Krümmung des Spadix, welche die Folge seiner Spaltung ist. Das Eudendr. racemosum Cav. muss also in seine Rechte als eigene Art wieder eingesetzt werden.

Meine ersten Beobachtungen wurden alle an Eud. capillare gemacht, diese Art war sogar der erste Hydroid-Polyp, an welchem ich die coenosarcale Entstehung der Eizellen beobachtete.

Da ich die Eizellen bei allen den vielen Stöcken und Präparaten, welche ich untersucht hatte, stets nur im Entoderm sah, wo sie jedenfalls schwerer zu sehen sind als in dem leichter zu durchblickenden Ektoderm, da ich ferner Eizellen verschiedner Grösse fand, von den colossalen Zellen, wie sie gewöhnlich in die Blastostyle einwandern, bis herab zu solchen, die an Grösse hinter einer gewöhnlichen Entodermzelle zurückstehen, so musste ich annehmen [1]), dass dieselben durch Umwandlung aus Entodermzellen sich bilden. Ich war dieser Beobachtung so sicher, dass mich die Entgegnung von *Götte* [2]), nach welcher die Eizellen von Eudendrium viel häufiger im Ektoderm als im Entoderm angetroffen würden, nicht einmal veranlasste, meine Präparate daraufhin noch einmal durchzusehen.

Um so mehr war ich überrascht, als ich kurz darauf bei Eudendr. racemosum auch das Ektoderm voll von Eizellen fand und feststellen konnte, dass bei dieser Art die weiblichen Geschlechtszellen im Ektoderm entstehen. Gleichzeitig mit der Veröffentlichung dieses Befundes [3]) erschien ein Aufsatz von *Kleinenberg* [4]), in welchem derselbe als Correktur meiner früheren Angaben die Behauptung aufstellt, die Eizellen entstünden bei „Eudendrium" nur im Ektoderm. Vermuthlich waren auch seine Beobachtungen an Eudendrium racemosum Cav. angestellt.

Da nun auch eine wiederholte genaue Durchsuchung meiner Präparate und meines ganzen Materials von Eudendr. capillare das früher erhaltene Resultat nicht veränderte, so bin ich genöthigt, an demselben festzuhalten und anzunehmen, dass hier in der That eine Verschiedenheit in der Entstehung der weiblichen Sexualzellen vorliegt. Aus diesem Grunde muss ich auch die beiden Arten

1) „Zool. Anzeiger" 1880, p. 226.
2) „Zool. Anzeiger" 1880, p. 352.
3) „Zool. Anzeiger" 1881, p. 111.
4) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV (1881), p. 326.

getrennt behandeln und zwar beginne ich mit dem zuletzt und an weit reicherem Material untersuchten Eud. racemosum, um sodann noch solche Punkte von Eud. capillare zu besprechen, in denen es sich von E. racemosum unterscheidet oder die hier besser erkannt wurden als dort.

I. Eudendrium racemosum, *Cavolini.*

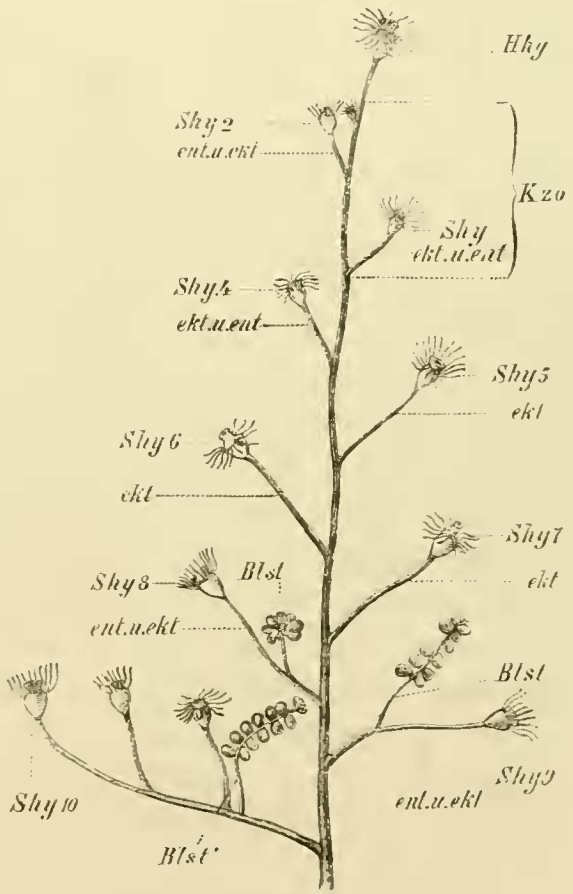
A. Architektonik des Stockes.

Die Stöcke, welche mir zur Untersuchung dienten, sind prachtvolle, bis 15 Cent. hohe, reich und meistens unregelmässig verzweigte Exemplare in voller Fortpflanzung. Weibliche und männliche Stöcke tragen Massen von Blastostylen und diese wiederum sind mit Gonophoren beladen.

Die Stöcke sind dichotomisch verzweigt und die Aeste und Zweige liegen selten alle in einer Ebene, meist gehen sie nach allen Seiten auseinander; dennoch kann man sagen, dass das Wachsthum auf subterminaler, alternirender Knospung beruht, denn zwei übereinander sich folgende Aeste oder Seitenhydranthen stehen immer alternirend nach rechts und links gewandt und Abweichungen stellen sich erst im Laufe des weiteren Wachsthums ein. Die Knospungszone liegt etwas unterhalb des Halses der Hydranthen am Hydranthenstiel und nirgends anders am Stock bilden sich Knospen, also z. B. nicht nachträglich noch am Stamm oder den bereits ausgebildeten Aesten.

Gonophoren kommen in beiden Geschlechtern nicht an Hydranthen vor, sondern nur an besondern Blastostylen und diese sprossen niemals von einem Haupthydranthen, vielmehr immer nur von Seitenhydranthen erster, zweiter, dritter u. s. w. Ordnung hervor und zwar an Stelle eines Hydranthen. Wie aber fast immer mehrere Hauptäste vorhanden sind, so bilden auch mehrere Haupthydranthen die Spitzen dieser Aeste, und es ist häufig nicht mehr zu sagen, welcher von diesen der primäre, aus dem Ei entstandene Hydranth ist, der Gründer der ganzen Kolonie. Junge Stöcke produciren noch keine Blastostyle, der Stock erreicht eine beträchtliche Grösse, ehe die geschlechtliche Fortpflanzung äusserlich sichtbar beginnt. Dies geschieht nun so, dass in verschieden grossem Abstand von der Spitze eines Hauptastes einer der Seitenhydranthen als erste Seitenknospe zweiter Ordnung ein Blastostyl hervortreibt. Damit ist der Seitenhydranth zum Seitenzweig geworden, der nun bei weiterem Wachsthum eine neue Knospungszone bildet und häufig ein zweites oder drittes Blastostyl hervortreibt. Geht das Wachsthum noch weiter fort, so folgen dann meistens nur noch Hydranthen als Seitenknospen, und nicht selten hat es sogar sein Bewenden bei einem Blastostyl. Der unterste Seitenzweig auf Holzschnitt 8 zeigt einen solchen Fall, während die zwei darauf folgenden Seitenäste als einzige Seitenknospe zweiter Ordnung je ein Blastostyl tragen. Die noch höher oben entspringenden Seitenhydranthen haben noch keine

Fig. 8.



Spitze des Stammes von Eudendrium racemosum Cav. *Hhy* Haupthydranth, *Shy* Seitenhydranthen, *Blst* weibliche Blastostyle, *Kzo* Keimzone im weiteren Sinn. Vergröss. 6 Mal.

Seitenknospe gebildet, würden aber bei fortgesetztem Wachsthum auch zunächst ein Blastostyl hervorgetrieben haben, da solche an jedem neuen Seitenhydranthen auftreten, wenn einmal die geschlechtliche Fortpflanzung begonnen hat.

An den Hydranthen unterscheidet man Köpfchen und Stiel, beide scharf voneinander abgesetzt und durch den dünnen und kurzen Hals verbunden. Eine Cambium-Zone ist ebenfalls vorhanden, wenn auch lange nicht so scharf ausgeprägt wie z. B. bei Corydendrium und zeichnet sich durch lange und schmale und meist wasserklare Entodermzellen aus, deren Länge eine leichte Anschwellung des Entodermrohrs, sowie eine bedeutende Enge der Leibeshöhle an dieser Stelle hervorruft (Taf. I, Fig. 1 u. Taf. III, Fig. 1).

Von Gestalt gleicht das Hydranthen-Köpfchen einer Tasse, die Zahl der Tentakel beträgt höchstens zweiunddreissig und zwar stehen dieselben alle in einem Kreis, obgleich sie wohl ursprünglich in zweien angelegt wurden. Ich habe schon an einem andern Ort[1]) auf einen ringförmigen Ektodermwulst aufmerksam gemacht, der die Basis des Köpfchens umgibt, etwa wie ein gemalter Ring eine Tasse. Dieser Wulst wurde als „Nesselwall" bezeichnet, da er der einzige Theil des Polypenköpfchens ist, der Nesselkapseln in grösserer Zahl enthalten kann, von den Tentakeln natürlich abgesehen. Gegen den Stiel hin wird dieser Nesselwall von einer tiefen, das ganze Ektoderm durchsetzenden Ringfurche begrenzt, welche ihrerseits wieder von einem Ring grosser Drüsenzellen nach unten hin eingefasst wird. Ich bezeichnete den Letzteren als Drüsenring und suchte wahrscheinlich zu machen, dass er ein klebriges Sekret zu einem bis jetzt noch unbekannten Zweck liefert — vielleicht zum Schutz gegen kriechende Feinde.

Der Drüsenring scheint allen Eudendrium-Arten zuzukommen[2]), dagegen fand ich bei Eudendrium racemosum andere eigenthümliche Vertheidigungs-Organe, welche sonst bei keiner Eudendrium-Art bekannt geworden sind. Ich beschrieb sie als Cnidophoren. Es sind horn- oder wurmförmige Fortsätze, deren immer nur einer vom Köpfchen des Polypen seitlich hervorwächst. Sie ähneln einem Tentakel in der Gestalt, sind aber drei Mal so dick oder mehr und enthalten einen Fortsatz der Leibeshöhle, wie denn auch ihre Wandung aus beiden Leibesschichten sich zusammensetzt und eine doppelte Muskelschicht enthält. Das Ende des Cnidophors ist ein Wenig kolbig verdickt und enthält in seinem Ektoderm eine ziemlich mächtige Nesselbatterie. Diese Cnidophoren kommen indessen nicht an allen Hydranthen eines Stockes vor, vielmehr immer nur an wenigen und zwar bei männlichen Stöcken etwa an jedem neunten, bei weiblichen noch seltner. Als ich sie zuerst beschrieb, hatte ich sie nur an conservirtem Material beobachtet und lediglich aus ihrem Bau darauf geschlossen, dass sie eine Waffe sein müssen. Seither habe ich sie nun auch am lebenden Stock beobachtet und kann hinzufügen, dass sie die damals erschlossenen wurmförmigen Bewegungen wirklich ausführen, wenn auch nicht rasch, sondern nur ganz allmälig. Wie ich nachträglich finde, hat bereits *Carolini* dieses Organ gekannt, allerdings aber irrig gedeutet, wenn er meinte, dass die Hydranthen „dieser Sertularie bisweilen eines andern Behältnisses zur Nahrung (?) der Speisen bedürfen und sich deswegen in diesen hornförmigen Anhang verlängern" (p. 76). In der reinen Beobachtung hat aber auch hier *Cavolini* Vortreffliches geleistet. So sagt er z. B.: „So oft ich diese Sertularie genauer besichtigte, bemerkte ich allezeit an einigen, obwohl wenigen ihrer Organe (= Hydranthen) einen wurmförmigen Anhang, der sich bald verlängerte, bald verkürzte, bald verdickte, bald grade, bald krumm erschien und unge-

1) „Eigenthümliche Organe bei Eudendrium" etc. Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. III, p. 1, 1882.

2) *R. v. Lendenfeld* hat inzwischen mitgetheilt, dass er sich nicht nur bei der Gattung Eudendrium, sondern auch bei Campanulariden vorfinde. „Zool. Anzeiger" 1883, p. 70.

fähr wie das Nektarium einer Viola oder eines Delphinii aussah. Bei weitem dicker als ein Fühlfaden dieser Organe (Hydranthen) zeigte er in seinem Innern ein Mark oder eine Höhle und war dabei auf der Oberfläche leicht gekörnt und zeigte in seinen Bewegungen eine solche Mannichfaltigkeit, dass er bald länger als der Stiel des Organs selbst, bald ungemein kurz erschien. Mit dem Mikroskop unterscheidet man sehr deutlich die Höhle in seinem Innern, die aber nicht mit der Bauchhöhle (der allgemeinen Leibeshöhle) zusammenzuhängen scheint." In letzterem Punkt irrte *Cavolini*, wie es bei der geringen Leistungsfähigkeit der Mikroskope am Ende des vorigen Jahrhunderts nicht zu verwundern ist.

Die Cnidophoren von Eudendrium racemosum sind offenbar Organe, welche ihrer Function nach mit den Nematophoren der Plumulariden, den Spiralzooiden von Hydractinia und Podocoryne, sowie mit den „schlangenartigen" Organen von Ophiodes mirabilis Hincks zusammengestellt werden müssen.

B. Feinerer Bau.

Ueber die Histologie von Eudendrium theile ich nur mit, was mir für die Beurtheilung der Geschlechtszellen-Bildung von Werth scheint, da inzwischen nicht nur eine Arbeit von *Hamann*[1]) erschienen ist, welche sich mit der Histologie der Hydroidpolypen beschäftigt, sondern ganz neuerdings auch grade Eudendrium durch *Jikeli*[2]) einer ganz speciellen histologischen Analyse unterworfen worden ist. Ich übergehe daher ganz die Histologie des Hydranthen-Köpfchens und wende mich gleich zur Betrachtung des Stammes und der Aeste, sowie des Hydranthenstiels.

Das Ektoderm des Stammes wie der Aeste ist fast überall mehrschichtig, bildet aber nur an jungen oder rasch wachsenden Stellen ein compactes Zellenlager, sonst aber ein mehr oder weniger lockeres, netzförmiges Gewebe. Von der Fläche gesehen erscheinen die Zellen ziemlich regelmässig polygonal (Taf. III, Fig. 1 u. Taf. IV, Fig. 1), im Profil aber sieht man, dass sie nach unten meist spitz zulaufen und dass sie nicht selten Ausläufer abgeben, die sich oft brückenartig durch die Maschen des Gewebes hindurchspannen und sich jedenfalls während des Lebens aktiv bewegen. In älteren Zweigen mit dickem Perisarc können drei, vier und fünf Schichten von Zellen übereinander liegen; in solchen verengt sich das Entoderm-Rohr beträchtlich und der weite Raum zwischen diesem und dem Perisarc wird durch lockeres, von vielen grossen und kleinen Maschen durchsetztes Ektodermgewebe eingenommen. Einen constanten und durchgreifenden Unterschied zwischen den tiefer und den höher liegenden Zellen habe ich nicht bemerken können, nur Nesselzellen sah ich hier und da eingestreut; viele der tiefer gelegenen Zellen werden Bildungszellen von Nesselkapseln sein, doch lässt sich dies erst erkennen, wenn die junge, stark tingirbare Nesselkapsel bereits angelegt ist.

Die Stützlamelle ist überall dünn; auffallend war mir an ihr nur der Umstand, dass sie hier und da direkt am Perisarc durch zipfelartige Ausläufer befestigt ist. Man sieht dies am besten an dünnen Zweigen im optischen Schnitt (Taf. III, Fig. 7, *li*). Oft sitzen diese Ligamente auf kleinen Divertikeln des Entoderms, wie sie besonders an den dickeren Aesten häufig vorkommen. Sie stellen dort ziemlich geräumige Taschen dar (Taf. III, Fig. 4, *D*), oft mehrere nebeneinander, vergleichbar etwa den Blindsäcken am Blutegelmagen. Auf Schnitten zeigten sie meist ein deutliches Lumen und waren ausgekleidet mit hellen und kleineren Zellen, als sie sonst das Entoderm-Rohr zusammensetzen, auch schienen dieselben das für die übrigen Entodermzellen von Eudendrium charakteristische

1) „Organismus der Hydroidpolypen", 1882.
2) „Morpholog. Jahrbuch" Bd. VIII, 1880.

rothe Pigment nicht zu enthalten — soweit man nach dem conservirten Material urtheilen kann. Es wäre denkbar, dass diese Divertikel nicht blos eine einfache Vergrösserung der verdauenden Oberfläche wären, sondern besondere, sekretorische Funktionen hätten. Mit der Fortpflanzung haben sie Nichts zu thun, finden sich auch bei beiden Geschlechtern in genau derselben Weise.

Das Entoderm von Eudendrium besteht wie gewöhnlich bei Hydroidpolypen aus einer einzigen Schicht jener grossen mit einer Geissel versehenen Zellen. Dieselben sind in den Hydranthenstielen noch sehr lang und in verschiedenem Grade mit körniger Masse gefüllt, oft so stark, dass sie kolbig über die Nachbarzellen in die Leibeshöhle hinein vorspringen. In den Zweigen und im Stamm werden sie niedriger. Eine zweite, tiefe Zellenlage findet sich nur an Stellen, an welchen die Herstellung der Geschlechtszellen vorbereitet wird. Dort liegen entweder die Eizellen oder junge männliche Keimzellen auf der Stützlamelle. Besonders in männlichen Stöcken sind diese tiefen Zellen des Entoderms häufig und bilden oft ganze Lagen auf weite Strecken hin. Ihre Gestalt ist unregelmässig, rundlich oder mehr polygonal, sie sind viel kleiner, als die gewöhnlichen, geisseltragenden Entodermzellen, enthalten auch keinen rothen Farbstoff, zeigen sich im Gegentheil auf allen meinen Präparaten homogen; ihr Kern aber unterscheidet sich nicht bestimmt von dem der Entodermzellen.

Ausser den bis jetzt beschriebenen Elementen kommen im Entoderm noch Zellen von bauchiger oder pyramidaler Gestalt vor, die an gefärbten Präparaten durch die dunkle Färbung ihres meist homogenen Protoplasmas leicht ins Auge fallen. Sie ähneln ein wenig jungen, amöboiden Eizellen, unterscheiden sich aber von diesen durch ihren Kern, der kaum grösser ist, als in andern Entodermzellen und dessen Kernkörperchen klein ist. Es sind offenbar dieselben Gebilde, welche bei Corydendrium als „Plasma-Zellen“ provisorisch bezeichnet wurden. Sie nehmen Antheil an der Begrenzung der Leibeshöhle, ob sie eine Geissel tragen, lässt sich an conservirtem Material nicht entscheiden. Ich möchte ihnen am ersten noch eine Drüsen-Function zuschreiben, bin aber hier wie bei Corydendrium nicht sicher, ob sie nicht blos ein physiologischer Zustand gewöhnlicher Entoderm-Zellen sind, was ja eine temporäre Drüsenfunction nicht ausschlösse. Dafür spricht sehr ihr ungleichmässiges, regelloses Vorkommen. Oft scheinen sie ganz zu fehlen, wenn sie aber vorhanden sind, kommen sie an den verschiedensten Stellen des Stockes vor, in den Hydranthenstielen, wie auch in den grösseren Zweigen und gewöhnlich in grösserer Zahl an einer Stelle beisammen. Jedenfalls haben sie mit den Sexualzellen Nichts zu thun, finden sich auch in ganz gleicher Weise bei beiden Geschlechtern. Nicht selten ist ihr Zellkörper nicht völlig homogen, sondern mehr oder weniger mit Körnern durchsetzt. *Hamann* [1]) erklärt sie in dieser Form einfach für Drüsenzellen und beschreibt die homogenen Zellen als etwas Anderes. Ich will die Möglichkeit nicht bestreiten, dass Beides constante, durchaus verschiedene Zellformen sind, allein ein Beweis scheint mir dafür noch nicht erbracht zu sein, und die Vermuthung, dass beide Formen nur Entwicklungs- oder Funktionszustände derselben Gebilde seien, nicht ausgeschlossen. Nur mit Zuhülfenahme frischen Materials wird sich diese Frage entscheiden lassen, und ich trete deshalb hier nicht näher darauf ein.

II. Entstehung der Geschlechtsprodukte.

Weibliche und männliche Geschlechtszellen haben ihre Keimstätte nicht in den Gonophoren, oder Blastostylen, sondern im Coenosarc, die Gonophoren sind nur die Reifungsstätten der Geschlechtsprodukte.

1) „Organismus der Hydroidpolypen“ p. 12.

Es wurde schon erwähnt, dass bei Eudendrium racemosum die Gonophoren nicht von Hydranthen, sondern stets von Blastostylen entspringen, d. h. von phyletisch rückgebildeten oder besser umgebildeten Hydranthen. Ich muss hierin der allgemein angenommenen Meinung *Allman*'s widersprechen, nach welcher die Blastostyle in ontogenetischem Sinne rückgebildete Hydranthen wären, d. h. Hydranthen, welche in Folge der Produktion von Gonophoren Mund und Tentakel verloren hätten. Noch in neuester Zeit hat sich *Ciamician* in diesem Sinne ausgesprochen, wenn er sagt[1]): „Die Gonophoren von Eudendrium entwickeln sich an einzelnen Hydranthen, die ihre Funktion als solche aufgeben und zu Blastostylen werden, unterhalb des Tentakelkreises, welcher bald rückgebildet wird oder gar nicht zur Entwicklung kommt" — etc. Nach *Allman* sollen sich die Gonophoren-tragenden Hydranthen bei ein und derselben Art, ja auf ein und demselben Stock in verschiedenem Grad rückbilden. Ich bin weit entfernt, die gewiss völlig richtige Beobachtung *Allman*'s anzuzweifeln, nur seiner Deutung der Thatsachen kann ich nicht beistimmen. Die Abbildung *Allman*'s von E. ramosum beweist mir, dass bei dieser Art die Hydranthen männlicher Stöcke zum Theil wenigstens einen Kranz von Gonophoren hervorbringen können und ich habe ein Gleiches bei Eud. rameum Pallas beobachtet. Es mag auch wohl sein, dass an ein und demselben Stock dieser und anderer Arten Gonophoren-Träger mit vollkommner, mit theilweise verkümmerter, oder selbst ganz fehlender Tentakelkrone vorkommen[2]), aber solange nicht durch die Ontogenie solcher Blastostyle nachgewiesen wird, dass sie ursprünglich als Hydranthen angelegt waren und nachträglich verkümmert sind, muss ich annehmen, dass es sich hier nicht um eine im Laufe der Ontogenie eintretende „Verkümmerung" handelt, sondern vielmehr um eine phyletische Umgestaltung, die aber bei den betreffenden Arten noch nicht zu voller Herrschaft gelangt ist.

Jedenfalls kann ich für beide von mir näher untersuchte Arten nachweisen, dass männliche und weibliche Gonophoren-Träger als solche angelegt werden, sich schon früh von der Anlage eines Hydranthen unterscheiden und bei demselben Geschlecht in ihrer Ausbildung nicht variiren, dass sie aber nach dem Geschlecht konstante Unterschiede aufweisen. Die männlichen Blastostyle besitzen weder Rüssel noch Mund, noch eine Spur von Tentakeln, sie bestehen nur aus Stiel, Köpfchen und den kreisförmig angeordneten Gonophoren. Die weiblichen Blastostyle entbehren wie die männlichen des Rüssels, besitzen aber einen doppelten Kranz kleiner Tentakeln und scheinen zur Zeit der Gonophoren-Reife eine kleine nur vorübergehend funktionirende Mundöffnung zu bekommen. Die Gonophoren sind auch bei ihnen zuerst in einem Kreise, mehr oder weniger regelmässig angeordnet, rücken aber dann allmälig immer weiter auseinander. Das Blastostyl wächst dabei erheblich in die Länge und treibt häufig an seinem obern Ende noch neue Gonophoren, während der erste Satz derselben schon der Reife nahe ist. Zur Zeit der Eireife, die bei den untersten Gonophoren zuerst eintritt stellt das Blastostyl eine lange Rispe dar, an deren einfachem Stiel bis zu 16 Gonophoren oder Eier in weitem Abstande sitzen (Taf. IV, Fig. 4 und Holzschnitt 10).

Die Entwicklungsgeschichte der Blastostyle soll erst gegeben werden, nachdem die Genese der Geschlechtszellen dargestellt wurde.

---

1) „Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool." Bd. XXX, p. 501, 1878.

2) Ich erinnere an das oben geschilderte Verhalten von Cladocoryne floccosa, bei welcher in der That neben vielen kräftigen, mit Gonophoren beladenen Hydranthen kleinere Blastostyle vorkommen, deren Tentakel nur schwach ausgebildet zuweilen ganz unterdrückt sind.

A. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

In weiblichen Stöcken, welche sich in voller geschlechtlicher Forstpflanzung befinden, enthält das Coenosarc-Rohr in allen Endverzweigungen eine grosse Menge von Eizellen; in den Hydranthenstielen reichen sie meistens bis zum Hals des Hydranthen und die dünnen Aestchen sind oft mit Hunderten von ihnen erfüllt. Sie kommen in beiden Schichten des Leibes vor, jedoch viel häufiger im Ektoderm als im Entoderm und dort entstehen sie auch, dort finden sich alle Altersstufen nebeneinander, während im Entoderm meist nur grosse Eizellen liegen. In den ektodermalen Keimstätten, wie sie gleich näher bezeichnet werden sollen, findet man neben unzweifelhaften grossen und kleinen Eizellen, leicht kenntlich an dem grossen hellen Kern mit stark glänzendem, grossen Kernkörperchen, auch einzelne Zellen, die den kleinsten Eizellen an Grösse, sowie an Homogeneität und dunkler Carminfärbung des Protoplasmas gleichen, deren Kern aber klein ist und ein kleines Kernkörperchen enthält, das sich von dem gewöhnlicher Ektodermzellen nicht unterscheidet (Taf. IV, Fig. 1). Zwischen solchen Uebergangsformen und den gewöhnlichen kleinen Ektodermzellen der tieferen Lagen (den interstitiellen Zellen *Kleinenberg*'s) besteht nur der Unterschied, dass letztere ärmer an Protoplasma sind und sich deshalb nur schwach färben.

Ich stimme deshalb völlig mit *Kleinenberg* überein, dass die Eizellen von „Eudendrium" (ich setze hinzu „racemosum") „aus ektodermalen Zellen des interstitiellen Gewebes" entstehen und möchte nur noch beifügen: aus jugendlichen Ektodermzellen, denn das gesammte Gewebe der Keimzone befindet sich in Vermehrung und raschem Wachsthum und grade junge Zellen sind es, welche sich zu Eizellen differenziren. Man kann bestimmt sagen, dass sich dieselben sichtbar in Nichts von andern jungen Ektodermzellen unterscheiden, denn man kann im Voraus den Ort erkennen, an welchem sich später eine Keimzone bilden wird und kann feststellen, dass dort keine irgendwie sich auszeichnenden Zellen zu bemerken sind. Die Keimzellen sind also hier bestimmt nicht von Anfang an im Stock enthalten und differenziren sich nur zur Zeit der Geschlechtsreife, sondern sie entstehen erst zu dieser Zeit aus einer wuchernden Masse junger Zellen heraus.

Sobald sich eine Zelle zur Eizelle differenzirt hat, hört sie auf sich zu theilen. Niemals war eine Eizelle in Theilung zu sehen, oder irgend eine Erscheinung die auf Vermehrung zu beziehen gewesen wäre und doch hätte mir dies bei den Hunderten wohlconservirter Eizellen, die mir vor Augen kamen, nicht entgehen können.

Wie oben schon angedeutet wurde, geht die Neubildung von Eizellen keineswegs im ganzen Stock vor sich, sie ist vielmehr auf ganz bestimmte Stellen beschränkt, nämlich auf die Stiele der Haupthydranthen. An diesen beginnt die Keimzone etwas unterhalb des Halses und erstreckt sich mehr oder minder weit nach abwärts, in der Regel nicht weiter, als bis zum zweiten Seitenhydranthen. Aber auch auf dieser Strecke entstehen neue Eizellen vorwiegend nur im obersten Abschnitt, wenn auch die ganze Zone von grösseren und kleineren Eizellen erfüllt ist. Man erkennt dies leicht daran, dass die Grösse derselben von oben nach unten ziemlich stetig zunimmt.

Mit dem Wachsthum des Haupthydranthen rückt auch die Keimzone mit in die Höhe; sie verhält sich darin genau so, wie die in ihr gelegene Knospungszone, d. h. sie bleibt immer in gleichem Abstand vom Hals des Hydranthen. In der Keimzone des Stiels der Haupthydranthen liegt also bei dieser Art der eigentliche normale Bildungsheerd der Eizellen, womit nicht in Abrede gestellt werden soll, dass auch in älteren Zweigen gelegentlich einmal einzelne Eizellen neu entstehen können.

In der Keimzone findet man das Ektoderm mit jungen Eizellen erfüllt (Taf. III, Fig. 1), die

meist in den tieferen Schichten liegen, nicht selten aber auch dicht unter dem Perisarc. Die theils rundliche, theils aber unregelmässig gestreckte, in Spitzen und Zacken ausgezogene Gestalt dieser Zellen deutet auf amöboide Bewegungen, die aber zunächst (siehe unten) noch nicht zu irgend erheblichen Ortsveränderungen führen. Später aber fangen sie an zwischen den andern Zellen hinzukriechen und zwar geschieht dies zu ganz bestimmter Zeit und in ganz bestimmter Richtung.

Unsere Kenntniss von diesen Ortsbewegungen der Eizellen begann damit, dass ich die Einwanderung derselben aus dem Coenosarc der Stolonen in das Blastostyl und die Gonophoren bei Eudendrium capillare erschloss [1]). Die Wanderung hielt sich in diesem Falle innerhalb desselben Keimblattes, des Entoderms. *Kleinenberg* [2]) zeigte dann durch Beobachtungen am lebenden Thier, dass die Eizellen sich mit noch grösserer Freiheit bewegen, als ich sie ihnen bis dahin zugetraut hatte, dass sie nämlich die Stützlamelle durchbohren und aus dem Ektoderm ins Entoderm und wieder zurück wandern können. Unabhängig von ihm war ich [3]) inzwischen an conservirtem Material von Eud. racemosum zu einem ähnlichen Schlusse gelangt, zu dem Ergebniss, dass die Eizellen „zu gewisser Zeit aus dem Ektoderm ins Entoderm überwandern". Ich war so glücklich gewesen, auf meinen Präparaten Eizellen zu finden, die noch mitten in der Stützlamelle drin steckten, zur Hälfte also im Ektoderm, zur Hälfte im Entoderm lagen (Taf. III, Fig. 7).

Es wird vielleicht nicht nutzlos sein, die Thatsachen und Schlüsse, welche mich auf diese Beobachtung führten und mich jetzt zwingen, sie im Sinne einer bestimmt gerichteten Wanderung der Eizellen auszulegen hier kurz mitzutheilen.

Zunächst fiel mir auf, dass keineswegs in allen Zweigen, deren Ektoderm Eizellen enthielt, sich auch solche im Entoderm fanden. Grade in der Keimzone des Haupthydranthen fehlten regelmässig die Eizellen im Entoderm vollständig, dagegen traf ich sie in den Seitenhydranthen zuweilen nur im Entoderm, zuweilen auch in beiden Körperschichten, zuweilen auch blos im Ektoderm. Da ich nun ferner wusste, dass nur die Seitenhydranthen Blastostyle treiben und leicht feststellen konnte, dass die Eizellen nur innerhalb des Entoderms in die Blastostyle einwandern, so lag der Gedanke nah, die Eizellen gelangten zwar im Ektoderm in die Seitenhydranthen, brächen aber dort ins Entoderm durch und dieser Schluss wurde wesentlich gestützt durch die Alters- und Grössenverhältnisse der Eizellen einerseits und der Seitenhydranthen andererseits, indem nämlich ganz junge Seitenhydranthen, welche noch keinen Ansatz zu einer Blastostylknospe erkennen lassen die Eizellen ausschliesslich im Ektoderm enthielten, während ältere Hydranthen, deren erstes Blastostyl grade anfing hervorzuknospen immer auch schon eine Anzahl Eizellen im Entoderm enthielt und noch später alle oder doch die überwiegende Mehrzahl aller Eizellen im Entoderm lag. Dazu kam, dass diese Eizellen niemals ganz junge, meistens sogar sehr grosse waren, die jedenfalls nicht da entstanden waren, wo sie sich jetzt befanden. Kurzes Suchen in der Nähe einer ganz jungen Blastostylknospe brachte nun die zwei grossen schon erwähnten Eizellen zu Gesicht (Taf. III, Fig. 7) die mitten in der Stützlamelle steckten und über deren Bewegungsrichtung nach dem Vorausgegangenen kein Zweifel sein konnte.

Der Anblick eines solchen Seitenhydranthen in dessen Entoderm die eingewanderten Eizellen eben durchgebrochen sind ist ein höchst auffallender und eigenthümlicher und an gefärbten Präparaten kann man dieses Stadium mit Leichtigkeit schon bei schwacher Vergrösserung erkennen. Da nämlich sämmtliche Entodermzellen in dem stark wachsenden Hydranthenstiel mit ihren Spitzen schräg nach

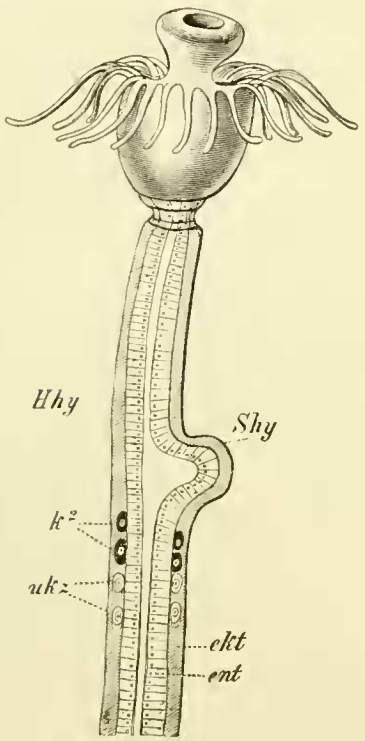
1) „Zool. Anzeiger" 1880, p. 368.

2) Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. XXXV, 1881.

3) „Zoolog. Anzeiger", 1881, p. 111.

aufwärts (distalwärts) gewandt sind, so müssen nun auch die durch die Stützlamelle eingedrungenen Eizellen sich derselben Richtung anbequemen und liegen nun einzeln eingezwängt zwischen den mächtigen Entodermzellen, mit ihrer Basis auf der Stützlamelle stehend, ihren Körper aber zu einer merkwürdigen Länge peitschenartig ausdehnend (Taf. III, Fig. 2). Offenbar ist es nicht leicht für sie zwischen den fest aneinander haftenden Entodermzellen vorwärts zu dringen und sie bohren sich zuerst mit ganz dünnen Fortsätzen zwischen sie ein, um sie dann, allmählig dicker werdend, wie mit einem Keil auseinander zu treiben. Oft werden sie dabei blattförmig dünn und von der Kante betrachtet (*ov'*) wie Fäden. Niemals sah ich, dass sie die Stützlamelle aufgeben, niemals auch, dass sie bis zur Leibeshöhle vordringen. Sobald sie sich einigen Platz erzwungen haben, ziehen sie sich zusammen und nehmen dann klumpige, rundliche Formen an, wie sie sie auch oft im Ektoderm zeigen (Taf. IV, Fig. 3, *ov*). Inzwischen wächst die Blastostylknospe heran und nun erfolgt die Einwanderung ins Blastostyl.

Fig. 9.



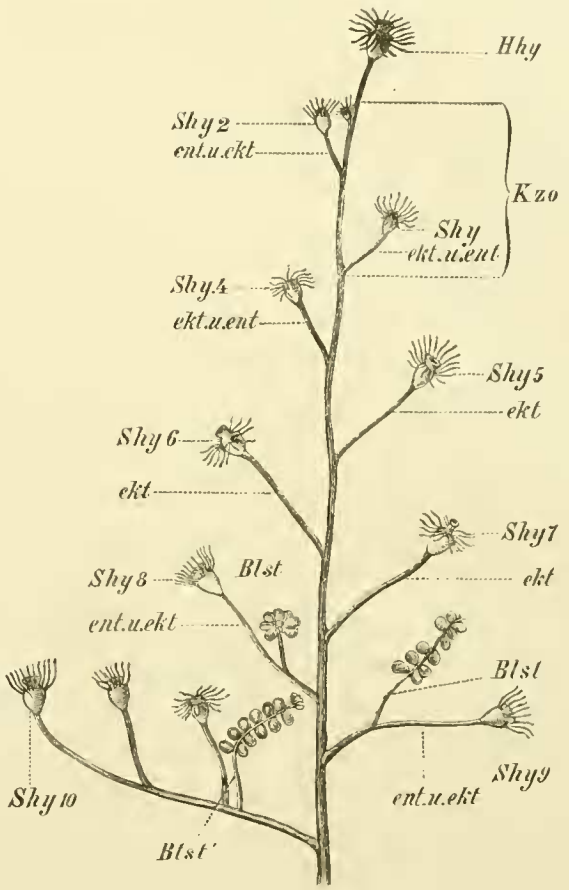
Schema eines Haupthydranthen mit der Keimzone, in deren Ektoderm jederseits zwei Ur-Keimzellen und zwei Keimzellen die Keimstätte angeben; *Shy* Seitenhydranth-Knospe, in welche die Eizellen später einwandern.

Der normale Hergang der Wanderung der Eizellen wird demnach etwa folgender sein. An ihrer Ursprungsstätte im Ektoderm der Keimzone eines Haupthydranthen verweilen sie solange, bis eine neue Hydranthenknospe hervorwächst, in die sie übrigens nicht sogleich, sondern erst dann einwandern, wenn dieselbe bereits einen wohl abgesetzten Stiel besitzt. Sie bleiben hier zunächst im Ektoderm, wachsen bedeutend heran und bohren sich erst, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben ins Entoderm durch. Dies geschieht ziemlich gleichzeitig von den meisten Eizellen, welche sich in dem betreffenden Hydranthenstiel befinden und zwar zu der Zeit, wenn der Hydranth sich zur Hervorbringung einer Blastostylknospe anschickt. In diese wandern sie nun ein und zwar beginnt diese Einwanderung schon sehr früh (Taf. IV, Fig. 2 und 3) und dauert sehr lange an, denn man findet nicht selten im Stiel ausgewachsener Blastostyle noch einzelne Eizellen, welche im Entoderm gegen die Gonophoren-Region hinaufklimmen. Die Entwicklung des Blastostyls und der Gonophoren soll nachher genauer geschildert werden, hier nur der weitere Verlauf der Eizellen-Wanderung im Zusammenhang mit dem Wachsthum des Stockes.

Während das erste Blastostyl des jungen Seitenhydranthen sich ausbildet, Sporophoren treibt und zur Reife bringt, wächst der Hydranth selbst in die Länge, bildet weiter oben eine neue Knospungszone und lässt ein zweites Blastostyl oder aber einen Hydranthen hervorknospen. Der Gedanke liegt nahe, dass die Entscheidung dieser Alternative, davon abhängt, ob noch Eizellen vorhanden sind, oder nicht, doch kann ich für eine solche Abhängigkeit der Qualität der Knospe nichts Entscheidendes beibringen. Sicher ist nur, dass wenn noch ein, oder noch mehrere Blastostyle an dem Seitenzweig entstehen, immer auch die Eizellen vorhanden sind, um ihre Gonophoren zu füllen, dagegen kommt es häufig vor, dass ein Blastostyl, welches bereits reife Eier trägt, nachträglich noch neue Gonophoren an seiner Spitze hervortreibt, die leer bleiben. Dann mangelt es also an Eizellen im

Blastostyl und niemals entstehen Eizellen in diesem, die Füllung des Blastostyls geschieht vielmehr immer von dem Stiel des Haupthydranthen her, dessen Eizellzone sich ziemlich weit abwärts erstreckt (Holzschnitt 10, *Kzo*), wie oben erwähnt wurde. Nun wächst aber nicht nur der Seitenhydranth zu einem immer längeren Ast aus, sondern auch der Haupthydranth wächst und zwar besonders oberhalb des Ursprungs des bisher verfolgten Seitenastes. Er streckt sich in die Länge und bildet weiter oben eine neue Knospungszone und einen neuen Seitenhydranthen. Dadurch aber verschiebt sich die Keimzone und damit ändert sich die Beziehung des Seitenastes *A* zur Bezugsquelle der Eizellen, denn während derselbe früher mitten in der Keimzone wurzelte, berührt ihn jetzt vielleicht grade noch das untere Ende derselben. Auf Holzschnitt Fig. 10 liegen z. B. die Seitenhydranthen 4—7 alle schon unterhalb der Eizellen haltenden Zone des Stammes und sie würden nicht im Stande sein, Blastostyle mit Eizellen hervorzubringen, wenn sie nicht bereits ihren Vorrath an Eizellen vom Stamm her bezogen hätten. Sobald ein Seitenhydranth (z. B. *Shy* 3 auf Fig. 10) nur noch von der Keimzone gestreift wird, kann er nur höchstens noch so viele Eizellen beziehen, als an, oder unterhalb seines Ursprungs vom Stamm noch vorhanden sind, denn die Zellen halten im Allgemeinen die Richtung nach oben ein, sie wandern vorwärts, nicht rückwärts, in der Richtung gegen die Spitzen der Zweige, nicht gegen die Wurzel. Auf diese Weise entleert sich allmälig der Stamm und es tritt schliesslich ein Moment ein, in dem der Eizell-Vorrath an der Ursprungsstelle eines bestimmten Seitenhydranthen ganz erschöpft ist. Dann würde also ein weiteres Hervorbringen von Blastostylen für denselben ganz überflüssig sein. Mag nun die Anwesenheit von Eizellen im Parenchym des Seitenastes als ein Reiz auf ihn wirken, der ihn zur Bildung einer Blastostyl-, anstatt einer Hydranthenknospe anregt, oder mag der Seitenhydranth von vornherein auf eine bestimmte Anzahl von Blastostylen angelegt sein, Thatsache ist, dass er nach höchstens vier Blastostylen nur noch Hydranthenknospen hervorbringt. Nun aber bildet sich in ihm eine eigne Keimzone aus, er fängt an selbst Eizellen zu produciren und verhält sich von nun an als ein Haupthydranth. Zu verschiedner Zeit bei verschiednen Seitenhydranthen tritt diese Umwandlung ein. Manchmal fand ich schon während der Reifung des ersten und dann auch einzigen Blastostyls drei bis fünf ganz kleine Eizellen im Ektoderm der Keimzone, mit dem weiteren Wachsthum des Hydranthen nimmt dann ihre Zahl und Ausbreitung zu und es entsteht eine Keimzone, welche zwar zunächst noch nicht so reich an Eizellen ist, wie die eines primären Haupthydranthen, die aber doch Eizellen genug liefert, um die Seitenhydranthen zweiter Ordnung, welche inzwischen hervorzusprossen beginnen, einen nach dem andern mit Eizellen zur Bildung von Blastostylen zu versorgen. An Seitenästen,

Fig. 10.



Spitze des Stammes von Eudendrium racemosum Cav. *Hhy* Haupthydranth, *Shy* 1—10 Seitenhydranthen, *Blst* jüngeres Blastostyl, *Blst'* solche mit reifen Eiern, *Kzo* Keimzone (im weiteren Sinn); die Buchstaben *ekt* und *ent* sollen angeben, ob in den Stielen der Seitenhydranthen Eizellen im Ektoderm oder Entoderm vorhanden waren. — Nicht schematisirt. Vergr. 6 mal.

welche selbst wieder sechs Seitenknospen höherer Ordnung (Hydranthen und Blastostyle) trugen, fand ich die Keimzone stets schon so gross, wie bei den Hauptästen. Es wiederholt sich nun derselbe Process der Eizell-Wanderung, wie er oben geschildert wurde, die Eizellen der neuen Keimzone kommen nicht in Blastostylen zur Reife, welche der Träger der Keimzone selbst hervorbringt, sondern in den Blastostylen seiner Seitenhydranthen. Die Eizellen gelangen somit niemals an dem Hydranthen zur Ausbildung, in welchem sie entstanden sind, sondern immer in Blastostylen eines Seitenhydranthen.

Zu welcher Zeit nach der Gründung eines Stöckchens die Eizellenbildung beginnt, kann ich nicht durch direkte Beobachtung entscheiden, dass aber Keimzonen gebildet werden, ehe noch irgend eine Blastostylknospe angelegt ist, habe ich an einem etwa 5 Cent. hohen und noch wenig verzweigten Stöckchen beobachtet. Aus der Stellung der Blastostyle an grossen Kolonien möchte man abnehmen, dass die Bildung derselben erst beginnt, nachdem schon Seitenäste vierter und fünfter Ordnung in den tieferen Parthien des Stockes angelegt sind, doch werden dabei gewiss grosse individuelle Schwankungen vorkommen.

Die geschlechtliche Fortpflanzung hält bei Eud. racemosum nicht das ganze Jahr hindurch an, sie ist vielmehr im Winter vollständig unterbrochen und erreicht im Hochsommer (Juli und August) ihren Höhepunkt, wie schon *Cavolini* richtig angegeben hat. Im Winter werden die Stöcke häufig durch die Stürme arg mitgenommen, so dass meist keine Hydranthen mehr daran bleiben, der Stock stirbt aber dennoch nicht ab, sondern treibt, wie der Wurzelstock einer Pflanze im Frühjahr wieder neue Triebe, die sich zu Hydranthen entwickeln und den Stock allmälig wieder in voller Pracht zur Entfaltung bringen. An geschützteren Stellen überwintern aber die Stöcke ohne alle Reduction. So erhielt ich aus einer Grotte auf Nisita am 30. Januar prachtvolle Stöcke, die mit Hunderten von Hydranthen dicht besetzt waren. Ich glaube nicht, dass in solchen Winterstöcken noch irgend welche Eizellen enthalten sind, muss vielmehr annehmen, dass erst nach Wiederherstellung des Stockes neue Keimzonen in den Haupthydranthen entstehen, denen dann die Erzeugung von Blastostylen nachfolgt. Ich stütze mich dabei weniger auf das negative Ergebniss einiger Untersuchungen solcher ihrem Geschlecht nach zweifelhafter Winterstöcke, als vielmehr darauf, dass auch in Stöcken, die sich in voller geschlechtlicher Fortpflanzung befinden, die Stämme und Hauptäste keine Eizellen enthalten. Dies erklärt sich aus dem oben erwähnten Wandern der Eizellen in vorwiegend centrifugaler Richtung, da dadurch eine stetig nach aufwärts fortschreitende Entleerung der Aeste eintreten muss. So kommt es, dass in regelmässig verzweigten Stöcken immer nur die Endzweige mit Eizellen gefüllt, alle grösseren Zweige aber schon von 0,25 Mm. Durchmesser an leer von ihnen sind, oder nur noch ausnahmsweise einzelne Eizellen enthalten. In dem in Holzschnitt 3 abgebildeten Endstück eines Hauptastes reichten die Eizellen nur bis *Shy*[3] abwärts, unter diesem Punkte fehlten sie im Hauptstamm vollständig. Wenn nun am Schluss einer Fortpflanzungsperiode die Thätigkeit der Keimzonen nachlässt, dann werden auch die meisten Eizellen verbraucht sein und was von ihnen allenfalls noch in den Spitzen der Aeste zurückbleibt wird sicherlich rückgebildet werden, wie die überschüssigen Eizellen bei Corydendrium und wird bei der winterlichen Reduction der Kolonie zu deren Ernährung verwandt werden, wie die Eizellen im Ovarium der hungernden Sida crystallina zu Gunsten der Erhaltung des Thieres sich auflösen.

Diese hier entwickelten Wachsthums- und Bildungs-Gesetze beanspruchen zunächst nur für Eudendrium racemosum Cavolini Geltung, wenn sie auch wahrscheinlich in modificirter Form eine allgemeinere Gültigkeit besitzen werden. Man wird sie sich übrigens auch bei Eudendrium racemosum

nicht zu jeder Zeit und an jedem Stock zu klarer Anschauung bringen können, denn es kommen mancherlei Unregelmässigkeiten vor, geeignet die Regel zu verdecken. Selbst in dem sehr normal gewachsenen Stöckchen von Holzschnitt Fig. 10 ist die Vertheilung der Eizellen in den Seitenhydranthen nicht immer genau der Regel entsprechend, denn nach dieser müssten die jüngsten Seitenhydranthen *Shy* 2, 3 u. 4 alle Eizellen im Ektoderm enthalten, aber noch keine im Entoderm. Offenbar ist hier durch sehr rasches Wachsthum des Stammes die Bildung von Blastostylen an den sieben oberen Seitenhydranthen verzögert und dadurch Unregelmässigkeiten herbeigeführt worden.

Besonders sehr grosse Stöcke weichen oft weit von der Regel ab und es ist dann oft nicht möglich, sich im Einzelnen über die Ursachen der Abweichungen Rechenschaft abzulegen. Die reiche Verzweigung mit den vielen lokalen Heerden der Eibildung füllt schliesslich fast alle dünneren Zweige mit Eizellen an, so dass es dann schwer hält, sich in diesem Chaos zu orientiren. Kleine und regelmässig verzweigte Stöckchen sind dafür am günstigsten. Um die Wanderungsgesetze der Eizellen zu erkennen, wählt man auch besser ganz junge Seitenästchen, welche zum ersten Mal ein Blastostyl treiben, als ältere. In Letzteren wird die Gesetzmässigkeit der Einwanderung der Eizellen ins Ektoderm dadurch verdeckt, dass neue Nachschübe von Eizellen aus der Keimzone des Hauptydranthen erfolgt sind, so dass man dann Eizellen im Entoderm findet, ohne sie als ersten und zweiten Einwanderer-Trupp unterscheiden zu können; oder auch die Eizellen scheinen alle im Ektoderm zu bleiben, wie z. B. auf Taf. IV Fig. 2, weil der zweite Wandertrupp derselben noch nicht ins Entoderm durchgebrochen ist.

Es kommen aber auch wirkliche Abweichungen von der Regel vor. So fand ich zuweilen den Endhydranth eines Hauptastes verkümmert oder verunglückt, und in diesem Fall enthielt sein Stiel keine oder nur eine sehr schwach ausgebildete Keimzone, dafür aber waren kleinere Keimzonen in einem oder mehreren seiner Seitenhydranthen entwickelt, viel früher als es sonst der Fall gewesen sein würde — also eine Art von Vicariiren. Das Eingehen der Eizellenzone unterhalb des verkümmerten Endhydranthen deutet aber an, dass die Ernährung vom Hydranthen aus eine wesentliche Bedingung zur Bildung einer Keimzone ist.

B. Entwicklungsgeschichte des Blastostyls.

Die erste Anlage eines Blastostyls unterscheidet sich nicht von der eines Hydranthen; bei Beiden entsteht an einer umschriebenen Stelle des Hydranthenstiels eine Wucherung beider Körperschichten, die das Perisarc ein Wenig emporhebt und einen flachen runden Vorsprung bildet (Taf. III, Fig. 2, *Blst*). Beide Körperschichten nehmen von vornherein an der Wucherung Theil, das Ektoderm verdickt sich durch Vermehrung seiner Zellen, die schmal und lang, dicht aneinander gepresst, senkrecht zur Stützlamelle, aber in etwas geschweiften Zügen verlaufen, zwei, oft auch drei Lagen dick; das Entoderm verdickt sich ebenfalls lokal, doch bin ich nicht ganz sicher, ob auch hier eine Schichtung eintritt — wie es auf Fig. 2 den Anschein haben könnte, oder ob nicht doch hier, wie sonst immer im Entoderm die Zellen sich nur der Länge nach theilen und stets festen Fuss auf der Stützlamelle behalten.

Ein Lumen der Knospe ist noch nicht vorhanden und die Eizellen liegen zwar schon in unmittelbarer Nachbarschaft, aber in dem einzigen Falle, wo ich ein so frühes Stadium mit Sicherheit auf ein Blastostyl beziehen durfte, hatten sie alle noch die strangförmige, langgezerrte Gestalt, die sie bei der Einwanderung ins Entoderm annehmen und es war noch keine von ihnen in die sich bildende Knospe eingetreten (Taf. III, Fig. 2).

Dies geschieht aber, sobald die Knospe eine halbkuglige oder fingerkuppenförmige Vorragung bildet (Eud. racemosum Taf. IV, Fig. 3 Eud. capillare auf Taf. I, Fig. 2). Zuerst eine, dann drei bis vier grosse Eizellen kriechen in sie hinein und zwar stets auf der Entodermseite der Stützlamelle sich haltend. Der Hohlraum im Innern der Knospe vergrössert sich allmälig, es rücken mehr und mehr Eizellen ein und die Knospe nimmt Birnform an. Nun bemerkt man schon die Anlage der Tentakel als kleine Wucherungen des Entoderms (Taf. IV, Fig. 2, *Tent*), über die zunächst das Ektoderm noch glatt wegläuft, die aber dann bald das Ektoderm vortreiben und nun als einfacher Kranz von zwölf kurzen graden Tentakeln erscheinen. Der Raum zwischen ihnen ist eine flache, ebne, kreisförmige Scheibe, auf der keine Oeffnung liegt. Nun bilden sich auch die Gonophoren. Kurz hintereinander treten unterhalb des Tentakelkranzes plumpe, kurze Ausstülpungen der Leibeswand hervor, in deren jeder eine der grossen Eizellen liegt, und sehr bald ist das junge Blastostyl mit einem ziemlich regelmässig gestellten Kranz von acht bis zehn Gonophoren umgeben. Zugleich bildet sich noch ein zweiter Tentakelkranz innerhalb des ersten und indem das Blastostyl in die Länge wächst, sondert es sich in Stiel und Köpfchen (Taf. II, Fig. 1, Taf. III, Fig. 3).

Die weitere Entwicklung der Gonophoren verhält sich zunächst so, wie sie *Allman* schon für Eudendr. ramosum L. dargestellt hat, das Entodermrohr des Gonophors, der „Spadix“ *Allman*'s umwächst die Eizelle derart, dass diese in eine nahezu kreisförmige Schlinge desselben zu liegen kommt. Natürlich kann dieser Vorgang nur darauf beruhen, dass das Entoderm rascher wächst als das Ektoderm, somit in grader Lage keinen Platz mehr findet innerhalb des Ektoderm-Sackes. Die Eigenthümlichkeit von Eudendr. racemosum Cav. besteht nun aber darin, dass der Spadix, wenn er das Ei umwachsen hat, noch weiter wächst und sich in zwei Hälften gabelt, von denen dann jede an einer der noch unbedeckten Flächen des Eies spiralig gekrümmt wie ein Widderhorn emporwächst (Taf. III, Fig. 5, *A, B* u. *C*). Auf diese Weise wird das Ei von vier Seiten her vom Spadix umschlossen, so dass der Querschnitt eines solchen Gonophors kreuzförmig aussieht, in der Mitte das Ei und im Kreuz gestellt die vier Querschnitte des Spadix (Taf. III, Fig. 6).

Eine Thatsache bleibt noch zu erwähnen, die praktisch von sehr geringem, theoretisch aber von sehr grossem Werthe ist, dass nämlich die Eizelle, welche anfänglich auch im Gonophor noch im Entoderm liegt, später ausserhalb der Stützlamelle liegt. Auf Querschnitten von Gonophoren, wie Taf. III, Fig. 6 zeigt jeder der vier Spadix-Querschnitte seine eigene, ringförmig geschlossene Stützlamelle. Die Eizelle (*ov*) befindet sich also im Ektoderm. Es kann erst im allgemeinen Theil gezeigt werden, welche Bedeutung diese Thatsache besitzt, hier handelt es sich nur darum, auf welche Weise sie zu Stande kommt. Man könnte denken, dass es sich nur um einen scheinbaren Austritt der Eizellen ins Ektoderm handelte, der dadurch hervorgerufen würde, dass das Entoderm eine hyaline Membran gegen das Ei hin ausschiede. Ich glaube indessen nicht, dass es sich so verhält, muss vielmehr eine aktive Auswanderung der Eizelle mit Durchbrechung der Stützlamelle annehmen. Direkt am lebenden Objekt lässt sich der Vorgang zwar nicht beobachten, allein nicht nur die Analogie mit Podocoryne und andern später zu erwähnenden Fällen spricht für eine wirkliche Auswanderung, sondern vor Allem die auf Schnitten festzustellende Thatsache, dass bei jungen Gonophoren, deren Spadix grade erst anfängt, sich um das Ei herumzukrümmen, die Stützlamelle nur auf der Innenseite desselben vorhanden ist; das Ei liegt also dann schon ausserhalb der hyalinen Membran, welche sich auch später noch vorfindet, ist aber nach aussen hin nicht etwa von einer zweiten solchen Membran bedeckt, wie es der Fall sein müsste, wenn es unter der Stützlamelle verharrte und nur durch eine neugebildete Membran vom Entoderm getrennt würde. Auch der Zeit-

punkt der Auswanderung lässt sich ziemlich genau bestimmen, denn in den jüngsten Gonophoren, in welchen die Eizelle noch auf der abgestutzten Spitze des ganz kurzen Spadix liegt, befindet sich dieselbe noch innerhalb der Stützmembran. Die Auswanderung geschieht also zwischen diesem und dem vorher erwähnten Stadium.

Ehe ich die weitere Entwicklung des Blastostyls und seiner Gonophoren schildere möchte ich hier eine Frage zur Sprache bringen, die die bisherige Entwicklung nahe legt.

In manchen Stöcken ist die Zahl der Eizellen ausserordentlich gross und der Gedanke liegt nahe, ob nicht ein Theil derselben bestimmt ist, als Nährzellen zu Gunsten der zu Eiern sich entwickelnden eigentlichen Eizellen aufzulösen? Ich habe viel Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gewandt und mich schliesslich überzeugt, dass Nährzellen regelmässig nicht vorkommen, wohl aber ausnahmsweise. Dies scheint mir nun aber um so interessanter, als es einen Fingerzeig dafür gibt, auf welche Weise die Institution der Nährzellen sich bei andern Arten ausgebildet haben mag.

Die Sache ist die: in allen Fällen werden diejenigen Eizellen, welche vom Entoderm aus ins Blastostyl einwandern zu Eiern. Es kommt aber vor, dass ausnahmsweise eine oder mehrere, gewöhnlich kleinere Eizellen die im Ektoderm des betreffenden Hydranthenstiels liegen blieben, mit in das Ektoderm der Blastostylknospe einrücken. Diese bleiben dann im Ektoderm ausserhalb der Spadixschlinge, werden sehr bald dunkel und körnig, zerfallen und werden resorbirt (Taf. IV, Fig. 2, *or''*, *or''*). Dies kann auch noch in späteren Stadien geschehen. So stellt Fig. 3 auf Taf. III ein Blastostyl dar, dessen linkes Gonophor ganz normal gebildet ist, während das rechte eine grosse dunkle Masse im Ektoderm enthält, die ihren Dimensionen, sowie dem noch erkennbaren Kern nach nichts anderes sein kann als eine Eizelle. Offenbar ist dieselbe eine Zeit lang erheblich gewachsen, ernährt vom Spadix, auf dem sie liegt, dann aber scheint die Ernährung nicht mehr genügt zu haben und Zerfall trat ein. In beiden Fällen befinden sich die abortirenden, auf der Aussenfläche des Spadix liegenden Eizellen unzweifelhaft unter andern und zwar schlechteren Ernährungsverhältnissen, als die ächte Eizelle, es besteht also thatsächlich eine Ernährungsdifferenz, die als Ursache des Absterbens anzusehen sein wird. Damit ist freilich noch nicht erwiesen, dass auch in allen Fällen normaler Nährzellenbildung (bei Hydroiden, Arthropoden u. s. w.) ungleiche Ernährungsverhältnisse den Ausschlag geben, wenn man auch a priori annehmen kann, dass die zum Ei werdende Zelle in Bezug auf Ernährung relativ am besten situirt sein wird.

Die weitere Entwicklung der Gonophoren wurde von mir genauer bei Eudendr. capillare verfolgt, sie wird deshalb dort besprochen werden. Was das Blastostyl selbst betrifft, so wächst dies bei beiden Arten enorm in die Länge und zwar derart, dass die Gonophoren auseinander rücken und hintereinander zu stehen kommen. Das Blastostyl bildet dann eine Rispe deren Beeren durch die Gonophoren, oder später durch die Eier gebildet werden und an deren Spitze das jetzt im Verhältniss zu dem dicken, mit hornigem Perisarc umkleideten Stiel kleine Köpfchen des Blastostyls liegt mit seinem doppelten Tentakelkranz (Taf. IV, Fig. 4). Sehr häufig ragt dieser Körper bei reifen Blastostylen noch ein ganzes Stück über das oberste Ei (resp. Gonophor) empor (*Gph*), und es scheint bei Eud. racemosum Regel zu sein, dass unmittelbar um den Tentakelkranz sich nun noch zum zweiten Male ein Kranz kleiner Gonophoren bildet (*Gph'*). Zuweilen tritt in ein oder das andere derselben auch noch eine Eizelle ein, die etwa neu eingewandert oder von früher her im Stiel liegen geblieben war, aber immer bleiben die meisten davon leer und steril und oft alle.

Diese Thatsache beweist, dass die Bildung der Gonophoren selbstständig geschieht, nicht erst

auf den Reiz hin, den eine im Parenchym liegende Eizelle verursacht, also ebenso wie wahrscheinlich auch die Hydranthen- oder Blastostyl-Knospe aus inneren, unbekannten Ursachen.

C. Entwicklungsgeschichte des Hydranthen.

Hauptsächlich zur Begründung der oben gemachten Angabe, dass die Blastostyle schon früh sich von der Anlage eines Hydranthen unterscheiden gebe ich hier einige Stadien der Entwickelung der Hydranthen.

Die erste Anlage unterscheidet sich noch nicht, und wenn man in Taf. III Fig. 2 sich die im Entoderm liegenden grossen Eizellen wegdenkt, so könnte die Blastostyl-Knospe (*Blst*) ebensogut eine sich bildende Hydranthenknospe vorstellen. Ein Unterschied tritt erst hervor, wenn die Knospe halbkuglig oder fingerkuppenförmig über die Oberfläche des Hydranthenstiels hervorragt, denn dann fehlen in ihr die Eizellen der Blastostylknospe. Sobald die Knospe Birnform angenommen hat tritt dann der wesentlichste Unterschied hervor, denn nun entsteht am distalen Ende der Knospe ein halbkugliger Vorsprung: die Anlage des Hypostoms oder Rüssels (Taf. IV, Fig. 2, *hyp*) und diese fehlt bei der Blastostylknospe vollständig. Das jüngste Stadium der Rüsselanlage, das mir vorkam, zeigte eine beinahe kuglige Wucherung des Entoderms aus radiär um die Längsachse gestellten langen Zellen bestehend, aus welchen später die Taeniolen und die von ihnen entspringenden Ringmuskelfasern hervorgehen. Die kuglige Masse war bedeckt von einer dünnen Ektodermschicht. Auch die Tentakelanlagen liessen sich erkennen als etwa 20 noch kurze Zapfen (*Tent*), die im Umkreis der Hypostom-Anlage entsprangen und dicht an ihre Basis angepresst lagen, überzogen von sehr dünner Perisarcschicht, die als Hülle die gesammte Knospe umgibt.

Bei weiterem Wachsthum reisst diese Hülle entzwei und die Tentakel richten sich frei auf (Taf. IV, Fig. 5). Zugleich wölbt sich die Rüssel-Anlage noch viel stärker vor und zeigt sich zusammengesetzt aus einem einschichtigen Ektoderm, das aber nur bis zur Hälfte hinaufreicht und einer Entoderm-Masse von Glockenform, an der eine äussere, farblose, fein streifige Schicht sich deutlich abhebt von der innern, von Carmin dunkelroth gefärbten Zellmasse. Das Ektoderm ist an der Basis der Rüsselanlage einwärts gewuchert, so dass eine Ektodermplatte hier entsteht, auf welcher die Zellenmasse des Entoderms aufruht. Auch in diesem Stadium umkleidet noch immer ein feines Cuticularhäutchen das Hypostom, der letzte Rest des von der Knospe vorgetriebenen Perisarcs. Wahrscheinlich ist jetzt schon ein Lumen des Hypostoms vorhanden. Bald darauf bricht der Mund durch und die Rüsselwand klappt nach aussen um, so dass die kolbigen Kuppen der Entodermzellen frei nach aussen sehen; es muss also wohl in diesem Stadium die entodermale Ringmuskulatur den ektodermalen Längsfasern noch nicht das Gleichgewicht halten.

Der Hauptunterschied in der Entwicklung des Hydranthen gegenüber der des Blastostyls liegt somit in der Bildung einer Rüsselanlage, die beim Blastostyl gänzlich unterbleibt und in dem Eintritt von Eizellen, die beim Hydranthen so früh nicht vorkommt.

Das Letztere ist gewiss eine bemerkenswerthe Thatsache. Fig. 2 auf Taf. IV zeigt eine Hydranthen- und eine Blastostylknospe (*Hy* u. *Blst*) übereinander an demselben Hydranthenstiel (*Hst*); das Blastostyl ist gefüllt mit Eizellen, die Hydranthen-Knospe enthält nicht eine einzige, obgleich rund um sie herum deren genug im Ektoderm liegen. Erst später — wie oben gezeigt wurde — sieht man sie dann in das Ektoderm des jungen Hydranthen einrücken, der inzwischen sich ausgebildet und sich in Stiel und Köpfchen gesondert hat. Aber auch dann sieht man sie stets die Region einhalten, innerhalb deren ein Blastostyl sich bilden kann, niemals dringen sie bis an den Hals oder gar in das

Köpfchen selbst ein. Eine Erklärung dafür wird in den rein mechanischen Verhältnissen des Stockes kaum zu finden sein.

Jedenfalls steht soviel fest, dass Blastostyle und Hydranthen von vornherein verschieden angelegt werden, so dass also von einer „Verkümmerung der Hydranthen" im Laufe der Ontogenese zu Blastostylen keine Rede sein kann. Die Blastostyle werden als solche angelegt und nur sie sind die Gonophoren-Träger.

Davon gibt es allerdings einzelne, wenn auch ausserordentlich seltene Ausnahmen. Unter den vielen Hunderten von Hydranthen, welche ich im Laufe der Untersuchung gemustert habe, fanden sich zwei, welche je ein Gonophor trugen; beide enthielten ein Ei, das eine war der Reife nah, aber noch vom Spadix umschlungen, das andere noch ganz jung; beide waren vom Körper des Hydranthen hervorgewachsen, etwas unterhalb des Tentakelkranzes. Dies wird also als Atavismus aufgefasst werden dürfen, hervorgerufen durch die immerhin vorkommende Verirrung einer Eizelle in das Hydranthenköpfchen hinein. Solche Verirrungen sind sehr selten, wie ich nicht blos aus der Seltenheit von Gonophoren an Hydranthen schliesse; in ganz wenigen Fällen fand ich 1 oder 2 Eizellen am Grunde des Köpfchens und zwar im Ektoderm gelegen und meist waren sie im Zerfall begriffen. Sie finden also auch am Hydranthen nur dann die Bedingungen zu voller Weiterentwicklung, wenn sie ins Entoderm gelangen.

D. Bildung der männlichen Geschlechtszellen.

Wir besitzen darüber die Angaben von *Ciamician*, nach welchen die „Samenmutterzellen" sich durch Umwandlung von Entodermzellen innerhalb der jungen Gonophoren bilden sollen. „An zwei gegenüberliegenden Stellen der Knospenwand entwickeln sich eine oder zwei, dann zu einer verschmelzende (!) Entodermzellen mehr als die benachbarten; die anfänglich vorhandnen Pigmentkörner werden rückgebildet, es treten mehrere Kerne auf und die ursprüngliche Entodermzelle tritt aus dem Bereich ihrer Nachbarzellen aus und kommt zwischen Ekto- und Entoderm zu liegen." [1]).

In der That sieht man in jungen lebenden Gonophoren einzelne helle farblose Stellen in dem rothen Entoderm, die die Anlage der Hoden darstellen und in noch jüngeren Gonophoren fehlen diese Flecken.

Dennoch entstehen die männlichen Keimzellen oder Spermatoblasten nicht in den Gonophoren, wie ich selbst früher geglaubt habe [2]), sondern sie lassen sich zurück verfolgen bis in den Hydranthenstiel, von welchem das Blastostyl hervorgewachsen ist. Allerdings aber liegt ihre Keimstätte im Entoderm.

In Hydranthenstielen, welche im Begriff sind eine neue Knospe hervorzubringen, findet man immer zwischen den grossen, geisseltragenden Epithelzellen kleinere, rundliche Zellen in der Tiefe; sie liegen nicht blos einzeln, hier und da zerstreut, sondern bilden öfters continuirliche Lagen. Diese Zellen differenziren sich zu primären männlichen Keimzellen. Es lässt sich nicht viel Charakteristisches von ihnen sagen, als dass sie rundliche Zellen sind, die mit platter Basis der Stützlamelle aufsitzen, einen homogenen aber nur schwach sich färbenden Körper besitzen und einen Kern, der dem Kern vieler Ektodermzellen ähnlich ist. Solange sie einzeln oder doch noch in einfacher Lage der Stützmembran aufsitzen sind sie grösser, als wenn sie in zwei bis drei Schichten überein-

1) a. a. O. p. 506.

2) Ann. scienc. nat. Zool. 6 sér. Tom. XI, p. 22.

ander liegen, und ich deute dies dahin, dass sie sich durch Theilung rasch vermehren und dabei kleiner werden. Dies geschieht übrigens erst, wenn die junge Blastostylknospe schon begonnen hat sich als Hohlknospe emporzuwölben (Taf. V, Fig. 1, *Blst*).

Wie die weiblichen, so sind auch die männlichen Blastostylknospen anfänglich noch solid und bestehen aus einer Wucherung der beiden Leibesschichten, bald aber bekommen sie eine Höhlung und nun wachsen sie rasch zu einer birnförmigen Hohlknospe heran mit breit abgerundeter freier Endfläche. Auf dieser entsteht dann ein Kranz kleiner Hohlknospen, die Gonophoren (Taf. V, Fig. 2, *Gph*).

Während sich die Blastostylknospe in dieser Weise weiter entwickelt, rückt die Lage heller Zellen, die ich für die männlichen Keimzellen halte, mit in die Höhle und kommt theils in die Seitenwand des Blastostyl-Köpfchens, theils in die Nähe der Endkuppe zu liegen. Sobald sich dann die Gonophoren erheben, rücken sie in diese ein, und ich konnte sie an den allerjüngsten Gonophoren — nicht am lebenden Thier, aber an gefärbten Präparaten — in der Spitze des Gonophors liegen sehen als einen Haufen kleiner klarer Zellen mit kleinem Kern (Taf. V, Fig. 2, *spb*). Dort bildet sich dann auch der erste Hoden des Gonophors aus, sehr bald aber folgt weiter unten ein zweiter, der von vornherein ringförmig angelegt ist und nicht, wie *Ciamician* meint, aus zwei gegenüberliegenden Zellen besteht. Am lebenden Gonophor sieht man freilich nur die im optischen Querschnitt liegenden Sexualzellen deutlich, allein man sieht diese zwei Zellen immer, mag man das Gonophor drehen wie man will.

Ein sehr merkwürdiger Vorgang ist mir früher verborgen geblieben, nämlich die kurz nach dem Einrücken der Keimzellen in das Gonophor erfolgende Auswanderung derselben ins Ektoderm. Ganz wie in den weiblichen Gonophoren die Eizellen, so durchbrechen in den männlichen die Spermatoblasten die Stützlamelle und lagern sich auf die Aussenseite derselben. Ich habe mich deutlich davon überzeugt, dass hier wie bei den Eizellen eine wirkliche, aktive Wanderung vor sich geht, nicht etwa blos eine Abgrenzung von dem Entodermschlauch durch Ausscheiden einer Grenzmembran. Auf ein und demselben jungen Blastostyl sah ich in den jüngsten Gonophoren die Keimzellen noch lose nebeneinander liegend im Entoderm auf der Innenseite der Stützmembran, während etwas ältere Gonophoren ein kompaktes, festgefügtes Spermarium zeigten, welches ausserhalb der Stützmembran lag. Auf dem Längsschnitt besitzt dasselbe die Gestalt einer Linse und man sieht oft vollkommen deutlich, wie die Stützlamelle, an seinem Rand angekommen, nach innen einbiegt und um das tief ins Entoderm vorspringende Organ herumläuft. Auf der Aussenfläche desselben liegt jetzt keine hyaline Membran mehr, vielmehr nur das aus einer Schicht kubischer Zellen zusammengesetzte Ektoderm.

An Blastostylen, die die ersten kurzen Gonophoren hervorgetrieben haben, sieht man — wie schon erwähnt — nicht blos in den Gonophoren, sondern auch in der Wand des Blastostyls noch eine grosse Menge von Sexualzellen förmliche dicke Polster im Grunde des Entoderms bilden (Taf. V, Fig. 2). Diese stellen wohl das Reservoir vor, aus welchem die Gonophoren zur Bildung eines zweiten, dritten und oft auch vierten Spermariums mit Keimzellen versorgt werden.

Tentakel werden nicht gebildet, nur ein Kranz von Gonophoren sprosst am abgestutzten Ende des Blastostyls hervor (Taf. I, Fig. 3).

Die Entwicklung derselben im Grossen ist bekannt und scheint bei allen Arten von Eudendrium im Wesentlichen dieselbe zu sein. Es bilden sich in jedem Gonophor nacheinander drei bis vier in Abständen hintereinander gelegene Hoden, die zuerst ringförmig, dann bei zunehmender Grösse kuglig sind. Mit Ausnahme des in der Spitze gelegenen, ersten Hodens sind sie alle vom Entodermschlauch

durchsetzt und dieser grenzt sich gegen sie durch eine feine homogene Membran ab, welche nichts Anderes ist als die Stützlamelle.

Die Histogenese der Samenfäden lag nicht im Plan meiner Arbeit, doch mag hier die Beobachtung Platz finden, dass die Spermatoblasten hier wie bei Corydendrium und vielen andern Hydroiden ziemlich regelmässig radiär um das Entodermrohr angeordnet liegen, wie man auf Querschnitten wahrnimmt.

Wenn es nun auch wohl als feststehend gelten darf, dass die Keimstätte der primären männlichen Keimzellen im Entoderm liegt und zwar im Stiel eines Seitenhydranthen, so ist damit doch die Frage nach ihrer Herkunft noch nicht erledigt. Es fragt sich, woher sie kommen, ob sie von Entoderm- oder von Ektodermzellen abstammen. Einen bestimmten Beweis für das Eine oder das Andre kann ich nicht vorbringen, allein die Wahrscheinlichkeit scheint mir für ektodermale Abstammung zu sprechen. Einmal ist das Entoderm von Eudendrium überall einschichtig, wo keine Keimzellen liegen, und es fehlt somit an Material, aus welchem innerhalb des Entoderms Keimzellen entstehen könnten. Man könnte ja freilich an eine Umwandlung einer ächten, epithelialen Entodermzelle in eine Keimzelle denken, aber — abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit einer solchen Annahme, die schon oft angenommen, sich niemals bestätigt hat — sind die primären Keimzellen auch viel kleiner als die enormen Epithelzellen und besitzen einen kleineren Kern. Grade die Beschaffenheit des Kerns stimmt vollständig mit dem mancher Ektodermzellen, und da bei andern Hydroiden (Pachycordyle) nachgewiesen werden konnte, dass Ektodermzellen die Stützlamelle durchsetzen können und ins Entoderm einwandern, so steht der Hypothese Nichts im Wege, dass die primären männlichen Keimzellen eingewanderte Ektodermzellen seien. Ein direkter Beweis wird schwerlich je dafür geführt werden, aber allgemeine Gründe geben der Hypothese eine schwerwiegende Stütze, wie in den Schlussbetrachtungen gezeigt werden soll.

III. Die Eibildung bei Eudendrium capillare, *Alder*.

Diese Art war der erste Hydroidpolyp, an dem ich die coenosarcale Entstehung der Eizellen beobachtete. Als ich im Frühjahr 1878 dieselbe theils lebend, theils in Präparaten untersuchte, nahm man noch mit *Allman* an, dass die Eizellen in den Gonophoren entstehen, und daran änderte auch die bald darauf erschienene Abhandlung von *Ciamician* Nichts, welche über den Standpunkt *Allman*'s in diesem Punkte nicht hinauskam. Als ich dann 1880 eine erste Mittheilung über die coenosarcale Entstehung der Geschlechtszellen publicirte, zog ich aus der Thatsache, dass alle Eizellen, junge und alte, bei Eudendrium im Entoderm lagen, den Schluss, dass sie auch dort entstünden. So völlig berechtigt dieser Schluss nun auch damals schien, so wurde er doch hinfällig, als später (1881) durch *Kleinenberg*'s und meine eignen Beobachtungen an Eudendrium racemosum klar wurde, dass die Stützlamelle kein absolutes Hinderniss für die Wanderung von Eizellen ist, dass sie unter Umständen also aus dem Ektoderm ins Entoderm gelangen können. Es wurde nun denkbar, dass auch bei Eud. capillare die Keimstätte der Eizellen im Ektoderm liegt und dass dieselben nachher ins Entoderm durchbrechen.

Allerdings war mir dies von vornherein unwahrscheinlich, da ich die Eizellen nicht blos hier und da im Entoderm gesehen hatte, sondern an den verschiedensten Stellen und da auch die aufmerksamste Durchmusterung meiner Präparate nicht eine einzige Eizelle im Ektoderm auffinden liess. Wenn man sich erinnert, wie leicht es bei Eud. racemosum ist, Eizellen im Ektoderm nachzuweisen, weit leichter, als sie im Entoderm zu erkennen, wie sie ferner auch zu jeder Zeit ungleich häufiger im Ektoderm als im Entoderm anzutreffen sind, so wird man dies nicht für Voreingenommenheit

halten. Dennoch schien das Resultat, ektodermale Entstehung bei der einen, entodermale bei der andern Art derselben Gattung so überraschend, dass eine möglichst sichere Begründung desselben gefordert werden musste. Leider kann ich dieselbe nicht in dem Grade leisten als es wünschenswerth wäre, ich bin auch heute noch nicht im Stande, mit derselben Sicherheit wie bei Eud. racemosum auch die Keimstätte von E. capillare zu bezeichnen. Obgleich ich mein ganzes altes Material und viel neu dazu gesammeltes durchgearbeitet habe, kann ich doch nicht viel mehr sagen als früher, dass nämlich alle Eizellen im Entoderm liegen — oft ganze Massen — aber keine einzige im Ektoderm. Eine Zeit lang glaubte ich auch die Keimzone und das Zellmaterial gefunden zu haben, aus welchem sich die Eizellen differenziren, und ich habe davon in Taf. II, Fig. 5 eine Abbildung gegeben. Es kommen nämlich in den langen Stolonen und Aesten Zellen im Entoderm vor, welche sich von den übrigen Entodermzellen durch stärkere Tinktionsfähigkeit und oft auch durch grösseren Kern und glänzenderes Kernkörperchen auszeichnen (*ov'*). Diese Zellen sind zum Theil nicht grösser als die Epithelzellen des Entoderms, zum Theil aber auch erheblich grösser und dann besitzen sie eine gewisse Aehnlichkeit mit Eizellen. Dennoch ist es nicht blos der Mangel einer völlig lückenlosen Reihe von Uebergängen, welcher mich zweifelhaft macht, sondern hauptsächlich die Möglichkeit, dass diese plasmareichen, ins Entoderm eingeschalteten Zellen jene schon bei Corydendrium und Eudendrium racemosum als „Plasma-Zellen" bezeichneten Entoderm-Elemente sein könnten, von denen ich jetzt bestimmt annehmen muss, dass sie niemals zu Sexualzellen werden. Da diese Zellen die Leibeshöhle mit begrenzen helfen, die Eizellen aber stets von dünner Entodermschicht bedeckt sind, so würde sich durch Schnitte entscheiden lassen, ob die in Fig. 5 dargestellten Zellen wirklich junge noch nicht vollkommen differenzirte Keimzellen sind oder aber ächte Entoderm-Elemente: Plasmazellen. Leider reicht mein Material nicht aus zu dieser Probe, und ich muss diese Frage in der Schwebe lassen.

Immerhin kann soviel als sicher betrachtet werden, dass die Keimstätte im Entoderm liegt, da es undenkbar ist, dass man andernfalls niemals Eizellen im Ektoderm antreffen sollte. Es wird sich auch im allgemeinen Theil zeigen, dass dieses Ergebniss weniger unverständlich ist, als es auf den ersten Blick scheint.

Was nun die topographische Bestimmung der Keimzone, also die Lage der Keimstätte im Stock betrifft, so kann ich nur sagen, dass sie nicht wie bei Eud. racemosum in den Haupthydranthen liegt, überhaupt nicht in Hydranthenstielen, wahrscheinlich vielmehr in den langen, stolonenartigen Zweigen und den mit dickem Perisarc umkleideten Wurzelausläufern. Dort entspringen auch häufig die Blastostyle, die wie bei Eud. racemosum als solche schon angelegt werden und sich durch den Mangel eines Mundes und Rüssels von vornherein von der Hydranthen-Knospe unterscheiden. Wie bei E. racemosum so haben auch hier die weiblichen Blastostyle einen doppelten Kranz feiner Tentakeln.

Nicht alle Blastostyle sprossen am Wurzelgeflecht hervor (Taf. I, Fig. 2), viele auch an Hydranthenstielen und nicht selten findet man dann mehrere dicht hintereinander, die nur unbedeutend im Alter verschieden sind (Taf. I, Fig. 1, *Blst* 1—4). Die jüngsten Blastostyle sind fingerförmig (Taf. I, Fig. 2) und in sie kriechen zunächst vier Eizellen hinein. Dann verdickt sich die Knospe, wird fast kuglig und bekommt einen bald kurzen, bald auch recht langen Stiel (Taf. I, Fig. 4 u. 5) und ähnelt

1) Wenn auch die Verzweigung des Stockes bei dieser Art auf denselben Gesetzen beruht wie bei Eud. racemosum, so ist sie doch in der Regel eine weitaus unregelmässigere. Bei meinem Material wenigstens bilden sie oft so dichte, verfilzte Massen, dass es häufig unmöglich ist, auch nur die Zugehörigkeit der einzelnen Hauptäste zu einem bestimmten Stöckchen festzustellen und auch die Unterscheidung von Haupt- und Seitenhydranthen ist oft praktisch nicht ausführbar.

jetzt in Etwas dem Kopf einer Taenia, indem die vier ersten, jetzt noch farblosen Eizellen schon am lebenden Thier als vier grosse helle Stellen hervortreten und durch das dunkel-orangerothe Pigment des Entoderms hervorschimmern, den Saugnäpfen der Taenia vergleichbar.

Bei etwas älteren Blastostylen erheben sich über diesen Eizellen an den vier Ecken des Körpers kurze Ausstülpungen der Leibeswand, die vier ersten Gonophoren. Bald löst sich dann die Eizelle vom Entoderm los und lagert sich zwischen die geschlossen über sie wegziehende Entodermzellenlage und die Stützlamelle und noch etwas später findet man sie — wie bei Eudendrium racemosum — ausserhalb der Stützlamelle, also im Ektoderm. Zugleich macht sich der ganze Entodermschlauch unabhängig vom Ektoderm, wächst rascher als dieses und umwächst als Spadix das Ei, so dass sich Anfang und Ende beinahe berühren. Dabei hat es aber dann sein Bewenden. Es ist irrig, wenn *Ciamician* die Umschlingung des Eies durch den Spadix auf einer „Einwucherung des Ektoderms" beruhen lässt, aus der dann „wohl 2 oder 3 Zellen" sich in Eizellen verwandeln sollen; eine solche Wucherung existirt nicht, die Eizellen entstehen niemals in den Gonophoren, auch liegt von Anfang an stets nur eine Eizelle in jedem Gonophor.

Ein weiteres Wachsthum des Spadix in die Länge tritt hier nicht ein, ebensowenig eine Gabelung desselben.

Nach den vier ersten Gonophoren folgt dann die Bildung von neuen Gonophoren wahrscheinlich in dem Masse, als neue Eizellen in dem Blastostylkörper anlangen. Taf. I, Fig. 4 zeigt dass allmälige Hinaufwandern der Eizellen im Stiel des Blastostyls. So entsteht auch hier ein reicher Kranz von Gonophoren im Umkreise des Tentakelkranzes. Dabei ist es bemerkenswerth, dass die jüngeren Gonophoren sich etwas höher oben, näher an den Tentakeln bilden als die älteren, eine Thatsache, die in meiner früheren Mittheilung schon als Beweis dafür angeführt wurde, dass die Eizellen ihren Platz nicht blos durch passive Wachsthumsverschiebungen, sondern durch eigene Lokomotion erreichen; andernfalls würden sie niemals an den schon vorhandnen Gonophoren vorbei gelangen können.

Allmälig rücken auch bei dieser Art die Gonophoren auseinander und bilden eine mehr oder weniger lange Rispe, auf deren Spitze solange noch der kleine Körper des Blastostyls mit den Tentakeln gelegen ist, als die Eier noch nicht befruchtet worden sind (Taf. II, Fig. 4). Erst nachdem dies geschehen ist, schrumpfen die Tentakel und auch die übrigen Weichtheile schrumpfen und ziehen sich allmälig ganz aus dem Blastostyl zurück, sodass nur die leere Perisarc-Scheide noch übrig bleibt.

Der Befruchtungs-Vorgang selbst ist nicht zu beobachten wegen der Undurchsichtigkeit der Gonophoren beim lebenden Thier, wohl aber kann man den Zeitpunkt genau bestimmen, in welchem die Befruchtung vor sich gehen muss. Wenn das Ei seine Reife erlangt hat, wird das Keimbläschen unsichtbar und in dieser Zeit, während das Ei noch vom Spadix umschlungen ist, muss die Befruchtung erfolgen, denn etwas später bildet sich schon eine dicke, gelbe hornige Schale um das Ei, welche bisher irrthümlich für die Perisarc-Hülle des Gonophors oder gar für das Ektoderm[1]) gehalten wurde. Dies ist sie nicht, vielmehr wird sie vom Ei selbst gebildet, ist also eine Dotterhaut, Membrana vitellina, die freilich eine grosse Dicke erreicht und in Aussehen und Beschaffenheit dem Perisarc des Blastostyl-Stammes völlig gleicht.

Der Nachweis, dass sie vom Ei selbst gebildet wird, ist nicht schwer, denn sie ist als dünne Membran schon vorhanden, während noch der Spadix das Ei umschlungen hält; man er-

1) *Ciamician* lässt beim Reifen des Eies „das innere Lumen der Knospe" (die Höhlung des Spadix?) immer mehr verengt werden, bis es ganz verschwindet; „endlich wird auch das Entoderm rückgebildet und nun bedeckt nur mehr das Ektoderm als feines Häutchen das in Furchung begriffene Ei. a. a. O. p. 505.

kennt deutlich eine feine structurlose und jetzt noch farblose Hülle im ganzen Umkreis des Eies. Während sie sich nun rasch verdickt und gelb wird, zerfällt zuerst der Spadix und dann die Ektodermhülle des Gonophors (Taf. II, Fig. 4, *Gph* 1, 2, 4) bis in den Stiel desselben hinein. In diesem aber bildet sich dann ein neuer Abschluss der Leibeshöhle, das Coenosarc-Rohr schliesst sich durch eine Art von Gewölbe und das Ektoderm dieser neugebildeten Abschluss-Kuppe scheidet eine dicke Perisarc-Lage aus (Taf. II, Fig. 2 u. 4). Auf dieser napfförmigen Perisarc-Lage sitzt dann das Ei mit seiner Dotterhaut auf, ist mit ihr fest verlöthet und macht dort seine ganze Embryonalentwicklung durch.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, dass hier ein und dieselbe gelbe Hornmasse einmal vom Ektoderm und dann auch vom Ei abgeschieden wird, welches freilich beide Leibesschichten latent in sich enthält.

Von woher die Samenfäden zum Ei dringen, lässt sich nur vermuthen; möglich, dass sie die dünne Ektoderm-Schicht des Gonophors direkt vom Wasser aus durchbohren, solange noch keine Dotterhaut gebildet ist. Ich hegte lange Zeit die Idee, dass sie durch eine temporäre Mundöffnung des Blastostyls aufgenommen würden und glaubte auch eine kleine Oeffnung inmitten der Tentakelscheibe bei Eud. capillare gesehen zu haben und zwar bei Blastostylen, welche dicht vor der Reife ihrer Eier angelangt waren. Allein bei den grösseren Blastostylen von Eud. racemosum wollte es mir nicht gelingen, diese Mundöffnung wieder zu sehen, auch nicht auf Längsschnitten, deren ich eine grössere Zahl untersucht habe, wobei freilich zu berücksichtigen ist, dass die Zeit des Vorhandenseins einer Mundöffnung sehr kurz sein, der Zufall also beim Auffinden derselben auf Schnitten stark die Hand im Spiel haben kann.

Die constante Anwesenheit der Tentakel bei beiden Arten und ihr Schwund nach der Befruchtung deutet auf eine Function; nun enthalten aber dieselben fast keine Nesselkapseln, sind zur Beschützung der Eier auch viel zu kurz, würden aber zur Erkennung des im Wasser enthaltenen Samens dienen können, falls eine Mundöffnung zum Schlucken desselben vorhanden wäre. Als reine Rudimente lassen sie sich nicht auffassen bei der Regelmässigkeit ihrer Zahl, Ausbildung und Stellung, auch würde es nicht zu verstehen sein, warum die Tentakel bei den weiblichen Blastostylen nicht vollständig verschwunden wären, falls sie keine Function mehr hätten, da sie bei den männlichen Blastostylen derselben beiden Arten vollständig verschwunden sind, wie weiter unten im Näheren gezeigt werden wird.

Ich möchte deshalb immer noch die Vermuthung aufrecht erhalten, dass eine Oeffnung inmitten der Tentakelkrone kurze Zeit hindurch vorhanden ist und zum Verschlucken des Samens dient. Vielleicht wird Beobachtung an lebenden Blastostylen Sicherheit darüber bringen.

13. Bougainvillia ramosa, *van Beneden.*

Die baumförmig verästelten Stöckchen der Bougainvillia-Arten besitzen eine gewisse Aehnlichkeit mit Eudendrium-Stöckchen, wie denn auch die hier behandelte Art ursprünglich als Eudendrium-Art durch den älteren *van Beneden* beschrieben worden ist. Dennoch unterscheiden sich die beiden Gattungen nicht blos dadurch, dass Eudendrium sessile Geschlechtsknospen hervorbringt, Bougainvillia aber Medusen, sondern auch die Polypenstöckchen unterscheiden sich in mancherlei Hinsicht, so dass eine generische Trennung vollkommen gerechtfertigt erscheint. Die Hydranthen von Bougainvillia sind gestreckter, nicht kuglig, wie die von Eudendrium, ihr Rüssel setzt sich nicht so scharf vom Köpfchen ab (*Allman*) wie bei Eudendrium, auch entbehren sie den eigenthümlichen „Drüsenring" nebst „Nesselwall", auf den ich bei einigen Eudendrium-Arten aufmerksam gemacht habe und der ohne Zweifel allen zukommt. Ferner ist die Verbindung des Hydranthen-Stiels mit dem Köpfchen eine andere, insofern bei Eudendrium das Perisarc am „Hals" des Hydranthen aufhört, während es sich bei Bougainvillia mehr oder weniger weit über das Köpfchen selbst hinerstreckt und bei B. ramosa z. B. bis zur Basis der Tentakel hinreicht. Bei starker Zusammenziehung verbirgt sich der Hydranth einigermassen in diesem unvollkommnen Perisarc-Becher. Nichts Derartiges kommt bei Eudendrium vor.

Die Verzweigung des Stockes ist bei beiden Gattungen sehr ähnlich; sie ist im Ganzen eine dichotomische und beruht auf demselben Wachsthumsgesetz der subterminalen Knospung, welches alle verzweigten Tubularidenstöcke beherrscht. Die Knospungszone liegt nicht viel unterhalb des Halses der Hydranthen am Stiel und die Hydranthenknospen entstehen hier immer einzeln und nicht genau alternirend, sondern abwechselnd von allen vier Seiten des Stammes. Der Haupthydranth, mindestens der des Stammes, trägt keine Medusenknospen, sonst aber sprossen dieselben nach demselben Gesetz wie die Hydranthen von der Knospungszone hervor, nur viel dichter hintereinander, so zwar, dass sie oft den Eindruck von lockeren Wirteln machen. Zuweilen sitzen sie einzeln, meist aber zu zweien bis fünfen an dem Stiel der Seitenhydranthen.

Im März trugen die Bougainvillia-Stöckchen, welche mir in Neapel von der Zecca di Gajola und andern Orten gebracht wurden, schon Medusenknospen. Trotz der Kleinheit derselben gelang es doch, Schnitte durch sie zu legen, an welchen die Entwicklung der Meduse festgestellt werden konnte. Im Allgemeinen verhält sie sich ganz ähnlich wie bei Dendroclava, Podocoryne, Perigonimus und andern, d. h. sie bildet sich durch Vermittlung eines Glockenkerns. In seinem Centrum entsteht früh schon eine Glockenhöhle, die aber längere Zeit hindurch sehr klein bleibt im Verhältniss zu den kolossalen Radiärgefässen (Taf. XII, Fig. 12). Sehr schön lässt sich hier die Bildung des Glockenmundes und des Velums erkennen. Es bildet sich nämlich eine förmliche Einstülpung des Ektoderms

an der Stelle des späteren Glockenmundes, deren Lumen nicht ganz bis auf die Stützlamelle hinabreicht, die das äussere Ektoderm vom Glockenkern trennt (Fig. 12, *Glm*). Die Ektodermschichten nun, welche diese Stützmembran auf beiden Seiten bedecken, ziehen sich im weitern Verlauf des Wachsthums dünn aus und werden zum Velum, das noch undurchbrochen ist (Fig. 13, *ve*), während der Glockenmund schon vollständig gebildet ist und der Glockenrand vier mächtige Ocellar-Bulbi trägt, welche bei der fertigen Meduse als Anschwellungen der Tentakelbasis erhalten bleiben, zwei Ocellen und zwei Randtentakel tragen; *Haeckel* hat sie seiner neuen Gattung Lizusa als L. octocilia eingeordnet (Syst. Med. p. 89).

In dem Stadium von Fig. 12 fehlen Sexualzellen noch vollständig, im Stadium von Fig. 13 dagegen bemerkt man eine Wucherung der Ektodermzellen an den Seiten des Manubriums, ganz ähnlich wie sie bei Cladonema und Perigonimus vorkommt. Einzelne Zellen werden plasma-reicher und erhalten einen grösseren Kern. Dass diese Zellen auf Fig. 13 Keimzellen sind, ist nicht zweifelhaft, ob sie aber zu Eizellen oder zu Spermatoblasten sich entwickelt hätten, weiss ich nicht zu sagen, da alle grösseren Knospen, welche mir vorkommen, dieselben Zellen aufwiesen. Ich muss deshalb annehmen, dass beiderlei Geschlechtszellen aus den gleichen Urzellen hervorgehen. Die weitere Ausbildung dieser Geschlechtsanlagen muss erst nach der Lostrennung der Meduse vom Stock eintreten; die reifen Geschlechtsorgane der herangewachsenen Meduse werden von *Allman* als vier ovale Wülste beschrieben und abgebildet (Tab. IX, Fig. 8), welche symmetrisch von der Basis des Manubriums bis gegen die Mundarme hinziehen und zwar in den Radien des Körpers.

Für die hier hauptsächlich ins Auge gefassten Fragen genügen die beigebrachten Thatsachen, insofern sie zeigen, dass die Geschlechtszellen nicht vorgebildet schon in der ersten Anlage der Medusenknospe enthalten sind wie bei Podocoryne, sondern dass sie sich erst später bilden und zwar aus jungen Ektodermzellen des Manubriums der nahezu zur Loslösung reifen Meduse.

14. Die Gattung Perigonimus, *Sars*.

I. Biologisches, Wachsthumsgesetze, Species-Frage.

Viele der zahlreichen Arten dieser Gattung gehören, wie ich annehmen muss, zu den auf Commensalismus angewiesenen Hydroiden. Alle Arten wenigstens, über die ich biologische Notizen finden konnte, leben in Gemeinschaft mit andern Thieren, theils auf der Schale oder dem Operculum lebender Schnecken, theils auf Schneckenschalen, die von Paguriden bewohnt werden, theils auf den Stacheln von Würmern oder Seeigeln oder auf dem Panzer von Krabben. Alle diese Arten bilden keine stark verzweigten Stöckchen, sondern bleiben niedrig, stehen aber in grosser Anzahl auf einem engmaschigen Wurzelgeflecht und bilden öfters dichte Rasen. Nur die erste Art von Perigonimus, welche überhaupt bekannt wurde, P. muscoides Sars, bildet 2—3 Zoll hohe, reich verzweigte Stöckchen und ist auf andern Hydroiden oder Ascidien angewachsen [1]).

Alle Arten bringen Medusen hervor, welche zur Zeit ihrer Loslösung tief glockenförmige Gestalt besitzen, 4 Radiärkanäle, und 2 oder 4 Randtentakel auf bulböser Basis, aber ohne Augenflecken, mit ziemlich kurzem Manubrium, welches in kurze Mundlappen auslaufen kann.

Die Medusenknospen entspringen bei P. muscoides nicht nur an den letzten Seitenzweigen, oder wie ich vorziehe sie zu nennen: an den Hydranthenstielen, sondern auch am Hauptstamm und den Hauptästen. Wer die Abbildung von *Sars* nachsieht, wird über diese Stellung der Geschlechtsknospen seinem Erstaunen nur beitreten können, denn die zarten Medusenknospen durchbrechen bei dieser Art scheinbar ganz unregelmässig das dicke, braune Perisarc der Hauptstämme. Soviel mir bekannt ist, kommt eine solche Anordnung der Geschlechtsknospen sonst bei keiner Tubulariде vor, allerdings aber bei Plumulariden und Sertulariden und bei diesen soll weiter unten gezeigt werden, auf welche Weise die weichen Knospen das harte Perisarc durchbrechen können. Am interessantesten ist mir diese Stellung der Medusenknospen deshalb, weil sie auf ein ganz anderes Knospungs- und Wachsthumsgesetz hinweist, als es sonst bei den Tubulariden und auch bei der Gattung Perigonimus herrscht, da sonst die Medusenknospen entweder am Köpfchen oder am Stiel eines Hydranthen auftreten und zwar ganz regelmässig in letzterem Fall stets an Stelle einer Hydranthenknospe. Die Abweichung von der Norm ist indessen wahrscheinlich nur scheinbar, denn *Sars*'s Zeichnung lässt deutlich erkennen, dass bei dieser Art auch die Hydranthen zum Theil in ungewöhnlicher Weise entspringen, nämlich direkt von den Hauptästen, anstatt nur von den Hydranthenstielen.

Die übrigen Perigonimus-Arten lassen die Medusen theils direkt aus dem Wurzelgeflecht her-

1) *Sars, M.*, Fauna littoralis Norvegiae, Heft 1, Christiania 1846.

vorsprossen, theils indirekt von den Hydranthenstielen, theils auch an beiden Stellen. Es ist nun interessant zu sehen, dass der alleinige Ursprung aus den Wurzeln nur bei solchen Arten vorkommt, bei welchen auch die Hydranthen sämmtlich direkt aus dem Wurzelgeflecht entspringen oder mit andern Worten: bei welchen die Hydranthen keine Seitenhydranthen treiben, sondern einfach und unverästelt bleiben; so z. B. bei Perigonimus serpens Allman und sessilis Strethill Wright. Bei allen Arten, deren Hydranthen Seitensprossen treiben und kleine Bäumchen bilden, entspringen auch Medusenknospen an den Hydranthenstielen. Die Medusen entspringen also stets an Stelle von Hydranthen.

Die Knospung ist eine subterminale, der primäre Hydranth wird Haupthydranth, falls er überhaupt Seitenknospen treibt. In diesem Falle liegt die Knospungszone für Hydranthen und Medusen an derselben Stelle, an welcher sie bei allen Tubulariden liegt, welche ich genauer untersuchen konnte, nämlich ein Wenig unterhalb des Halses des Polypen. Dieser Hals markirt sich nun freilich äusserlich sehr wenig und ganz präcise die Stelle desselben anzugeben, ist kaum möglich, aber man sieht doch den keulenförmigen Kopf des Polypen sich allmälig in den dünnen Stiel verjüngen und dort entspringt die Knospe. Auch das Gesetz der Verschiebung der Knospungszone nach aufwärts und das darauf beruhende scheinbare Zurückrücken der älteren Knospen, auf welchem der Bau aller dendritischen Tubulariden-Stöckchen beruht, gilt hier wie überall, und zwar ebenso für die Medusen wie für die Hydranthen-Knospen; man findet zuweilen drei Medusenknospen an demselben Hydranthenstiel übereinander, die oberste ist die jüngste, die unterste die älteste, auch stehen sie wie die Hydranthenknospen alternirend nach rechts und links gewandt (man vergleiche die Abbildungen von *Allman*, Tubul. Taf. XI).

Es kommen indessen auch Unregelmässigkeiten vor; wenn wenigstens die Abbildungen, welche *Hincks* von seinem Perigonimus repens gibt (Brit. Zooph. Taf. 17), genau sind, so sitzen dort zuweilen jüngere Medusenknospen nicht oberhalb, sondern unterhalb von älteren, dies bedeutet aber nichts Anderes als eine ganz erhebliche Verbreiterung der sonst schmalen, ringförmigen Knospungs-Zone. Von hier bis zu den von *Sars* an Perigonimus muscoides beobachteten Verhältnissen ist allerdings noch ein weiter Weg, aber der Anfang dazu ist mit einer solchen Verbreiterung der Knospungszone nach abwärts gemacht. Es wäre interessant, die Art jetzt noch einmal in Bezug auf diese Gesichtspunkte zu untersuchen; sie ist bis jetzt nur an der norwegischen Küste gefunden worden und wie es scheint seit 1846 nicht wieder untersucht.

Die Perigonimus-Art, welche mir zur Verfügung stand, kommt im Golf von Neapel nicht selten in 30—35 Meter Tiefe auf den Stacheln einer Cidaris (Dorocidaris papillata Ag.) vor. *Duplessis* [1]) hat sie dort zuerst aufgefunden und als P. linearis Alder bezeichnet. In der That stimmt sie in vielen Punkten mit der Diagnose überein, welche von dieser Art vorliegt, dennoch aber ist es nicht dieselbe Art. So wird von *Alder* Nichts davon gesagt, dass bei P. linearis die ganze Kolonie regelmässig von einer Schlammhülle umkleidet ist, nicht nur Stamm und Aeste, sowie die Köpfchen der Hydranthen, sondern oft auch die Tentakel mit Ausnahme ihrer Spitzen und meist auch die Medusenknospen. Dies ist nichts Zufälliges, sondern muss auf einer klebrigen Absonderung des Ektoderms beruhen, denn es fehlt nie und lässt sich nur schwer entfernen. Die Stöckchen sehen meist lehmgelb aus und lassen sich wegen der Schlammkruste schwer durchfärben.

Von allen von den Autoren aufgeführten Perigonimus-Arten wird diese Eigenthümlichkeit (die übrigens auch in andern Gattungen vorkommt) nur für P. vestitus Allman erwähnt, und ich würde

1) „Catalogue provisoire“ p. 146. Mittheil. zool. Stat. Neapel, Bd. II, p. 143.

deshalb geneigt sein, die neapolitanische Art für P. vestitus zu halten, wenn sonst Alles stimmte. Ohnehin hat dieselbe noch einen Charakter, der sonst nur für P. vestitus angegeben wird, nämlich vier kurze Mundarme am Manubrium der Meduse („four shallow lips" Allman). Leider aber besitzt die Meduse von P. vestitus wie mehrere andere Perigonimus-Arten nur zwei Randtentakel, während die neapolitanische Art deren vier hat. Nun hat zwar P. linearis vier Tentakel, aber von Mundarmen wird Nichts erwähnt, auch stimmt die folgende auf die Geschlechtsorgane bezügliche Bemerkung *Alder*'s nicht (p. 329): „the centre" (der Meduse) „occupied by a mass of yellowish or orange granules, apparently ova." Wie aus dem Folgenden hervorgeht, hat sich an der neapolitanischen Art nie etwas Derartiges gezeigt. So bleibt denn Nichts übrig, als eine neue Art aufzustellen, die ich als Perigonimus Cidaritis bezeichnen will nach ihrem häufigsten Wohnsitz auf den Stacheln von Cidaris. Die Diagnose würde mit Beziehung auf die von *Allman* aufgestellten Diagnosen der übrigen Perigonimus-Arten die folgende sein:

Perigonimus Cidaritis n. sp.

Trophosom. — Hydrocaulus aus zahlreichen Stämmchen bestehend, welche dicht nebeneinander von einem netzförmigen Wurzelgeflecht sich bis zu einer Höhe von 9 Cent. erheben, öfters unverzweigt, häufiger einmal oder mehrmals in spitzem Winkel gegabelt. Hydranthen mit etwa 20 Tentakeln; Perisarc gelblich, dünn.

Gonosom. — Medusenknospen gestielt, vom Hydranthen-Stiel in der Knospungszone entspringend; Meduse zur Zeit der Loslösung kuglich, mit 4 Radiärgefässen, 4 Randtentakeln, Manubrium und 4 kurzen tentakelartigen, an der Spitze zu einem Nesselknopf anschwellenden Mundarmen; Geschlechtsorgane im Ektoderm des Manubrium.

Der ganze Stock von einer dünnen Schlammhülle bekleidet, welche bis zu den Hydranthenköpfchen hinaufreicht und oft auch dieses noch überzieht, nur die Tentakelspitzen frei lassend.

Dass die Meduse zu der Familie der Oceaniden *Gegenbaur*'s, zu den Codoniden *Haeckel*'s zu zählen ist, unterliegt keinem Zweifel. Zu dem Genus Dinema van Beneden, zu welchem die Medusen von Perigonimus vestitus Allman zu gehören scheinen (siehe: *Haeckel*, Syst. Med. p. 28), kann sie nicht gerechnet werden, da sie eben nicht zwei, sondern vier Tentakel besitzt.

II. Entstehung der Geschlechtszellen.

Perigonimus Cidaritis besass schon im März Medusenknospen, welche stets einzeln an der untern Hälfte der Hydranthenstiele sassen. An den frischen Knospen ist Wenig zu erkennen, an Schnitten dagegen kann man die Bildung der Medusen sehr genau verfolgen. Auch hier geht sie von einem Glockenkern (Entocodon) aus, der bald schon zur Entstehung einer geräumigen Glockenhöhle Anlass gibt (Taf. XII, Fig. 10), in welche dann von unten her das Manubrium hineinwächst, während von oben her die vier Randtentakel (*tent*) zunächst als vier dicke solide Zapfen, das Velum (*ve*) zur Seite schiebend, sich hereindrängen. Vier Radiärgefässe und ein Ringgefäss sind ebenfalls nachweisbar, noch aber keine Spur von Sexualzellen, weder im Ektoderm noch im Entoderm des Manubrium. Erst wenn die vier Randtentakel dünn und lang geworden sind und sich aus Mangel an Raum in der Glockenhöhle so umbiegen, dass sie von einem Querschnitt durch die Glocke zwei Mal getroffen werden, bemerkt man eine Wucherung der Ektodermzellen des Manubrium und die Umwandlung eines Theils dieser Zellen zu Keimzellen (Fig. 11, *kz*). Die Zellen liegen dann nicht mehr in einer Lage, sondern bilden zwei bis vier Schichten und zwar so, dass die oberste Schicht nur epitheliale, die tieferen

die Keimzellen enthalten. Dass die Keimzellen hier aus ektodermalen Zellen entstehen und nicht etwa aus dem Entoderm ausgewandert sind, unterliegt keinem Zweifel und wird schon dadurch bewiesen, dass zur Zeit der Keimzellen-Bildung das Entoderm der betreffenden Stellen einschichtig ist und durchweg aus grossen, geisseltragenden Epithelzellen besteht. Ob die plasmareichen Keimzellen, wie sie in Fig. 11 abgebildet sind, weibliche oder männliche Sexualprodukte geliefert haben würden, vermag ich nicht zu sagen, da ich nie anders aussehende Keimzellen auf meinen Schnitten gefunden habe; wahrscheinlich sind die Ur-Geschlechtszellen noch nicht unterscheidbar.

Am 25. März fand ich im Auftrieb einige Exemplare einer sehr kleinen Meduse, welche durch vier dicke gelbe Flecke am Schirmrand auffiel. Die 4 kurzen Tentakel wurden bei Berührung gern in die Schirmhöhle hineingekrümmt, so dass es schien, als seien nur tentakellose Randwülste vorhanden. Ocellen fehlten, ebenso Mundarme an dem kurzen Manubrium. Im Ektoderm des Letzteren lagen theils farblose Eizellen, theils ebenfalls farbloses reifes Sperma. Wegen der mangelnden Augenflecke kann diese Form der Gattung Syncoryne nicht angehört haben, dagegen sehr wohl der Gattung Perigonimus, wenn auch nicht der hier beschriebenen Species.

Soviel steht jedenfalls fest, dass die Geschlechtszellen bei Perigonimus erst in der Medusenknospe entstehen kurz vor ihrer Lösung, und zwar aus dem innern Blatt des Glockenkerns, aus dem Ektoderm des Manubrium.

15. Cladonema radiatum, *Dujardin.*

Diese durch *Dujardin*'s [1]) und *Krohn*'s [2]) Beobachtungen berühmt gewordene Art lässt sich bekanntlich sehr gut in Aquarien züchten. In der zoologischen Station zu Neapel trat sie im März 1882 in einigen sich selbst überlassenen Aquarien in ziemlicher Zahl auf, so dass mir sowohl Medusenknospen aller Stadien als frei schwimmende Medusen zur Untersuchung zur Gebot standen.

Die Medusen entstehen bekanntlich einzeln durch Knospung an den Polypen und zwar sprossen sie am untern Theil des Hydranthenköpfchens hervor.

Die morphologischen Vorgänge der Medusenbildung liessen sich auf Schnitten genau verfolgen; sie sind im Ganzen die gleichen wie bei Podocoryne und allen übrigen Hydroidmedusen, deren Entwicklung aus der Knospe bekannt ist. Es bildet sich zuerst ein Glockenkern, der in der bekannten Weise zur Entstehung der Entoderm-Lamelle und der acht bis zehn Radiärkanäle Veranlassung gibt. (Taf. XII, Fig. 2). Dann erhebt sich im Grunde desselben die Entodermkuppe (*entk*) zum Spadix und bildet so in Gemeinschaft mit der auf ihr lagernden Ektodermschicht des Glockenkerns das Manubrium.

Die Geschlechtszellen entstehen hier noch später als bei Perigonimus, nämlich erst nach der Loslösung der Meduse, übrigens aber aus demselben Material wie dort, nämlich aus dem Ektoderm des Manubrium.

Entstehung der Geschlechtszellen.

Unmittelbar nach dem Freiwerden der Meduse ist der Ektodermüberzug des Manubriums noch ganz dünn und einschichtig. Erst wenn die Meduse eine Höhe von 1,3 Mm. erreicht hat, bemerkt man eine Wucherung des Entoderms in der basalen Hälfte des Manubrium. Die Kerne haben sich vermehrt, liegen dicht gedrängt neben- und an vielen Stellen zu zwei, selbst zu dreien übereinander, ohne aber in Form oder Grösse sich verändert zu haben (Fig. 3). Die Zellkörper der tiefer liegenden unter ihnen färben sich stark, sind also protoplasmareich, während die oberflächlich gelegenen beinah ungefärbt bleiben, wie die Ektodermzellen weiter oben am Manubrium.

Bei etwas grösseren weiblichen Medusen hat diese Wucherung bedeutend zugenommen, das Ektoderm der betreffenden Parthie hat sich von 0,02 Mm. auf 0,06 Mm. verdickt (Fig. 4), und nun unterscheidet man in demselben bereits Eizellen mit charakteristischem Keimbläschen (*eiz*) in einem

---

1) Ann. scienc. nat. 2 sér. 1843.

2) Arch. f. Naturgeschichte, 1861.

Lager von ausserordentlich zahlreichen kleinen, stark sich färbenden Keimzellen. Ihre Zahl ist so gross, dass die Vermuthung nahe liegt, der grösste Theil von ihnen möchte wohl überhaupt nicht zu Eiern werden, sondern als Nährzellen funktioniren. Nach *Hincks* [1]) und *Holdsworth* entleert die Meduse nur einmal ihre Eier und stirbt damit ab, nachdem vorher schon die Glocke sich aufgelöst hat und das Manubrium allein übrig geblieben ist. Bei der ungleichen Entwicklung der Eizellen wie man sie auf der Fig. 5 Taf. XII sieht, muss also jedenfalls ein grosser Theil der primären Eizellen nicht zur Reife gelangen. Jedenfalls wachsen alle diese Zellen noch erheblich und in Medusen von 1,7 Mm. Glockenhöhe findet man der Oberfläche des Ektoderms näher grosse Eizellen von 0,09 Mm., während das Lager in welchem sie eingebettet sind aus Zellen von 0,005—0,02 Mm. besteht (Fig. 5). Die kleinsten liegen unmittelbar auf der Stützmembran und je weiter sie von dieser sich entfernen, um so mehr nimmt ihre Grösse zu; der Vermehrungsprocess derselben geht also in den tiefsten Schichten vor sich. In diesem Stadium bemerkt man im Innern der Eizellen blasse kernähnliche Körper, die mehrfach geschichtet mitten im Protoplasma liegen und sich von diesem in der Tinktionsfähigkeit nicht unterscheiden. Der Grösse nach entsprechen sie den Kernen der kleineren Nährzellen, ob sie aber wirklich von diesen herrühren, wage ich für jetzt nicht zu sagen.

An ein Einwandern der Keimzellen aus dem Entoderm ist bei Cladonema durchaus nicht zu denken. Allerdings ist das Entoderm des Manubriums bei jungen Medusen geschichtet, allein nicht nur sieht man niemals eine Zelle, die irgendwie an eine Eizelle erinnert, sondern es findet auch zu keiner Zeit eine Ansammlung kleiner Zellen auf der innern Fläche der Stützmembran statt; die Schichtung des Entoderms ist eine einfache Wachsthumserscheinung und findet sich in allen Manubrien so lange sie noch stark wachsen, mögen die Sexualzellen im Entoderm oder im Ektoderm entstehen.

Die männlichen Sexualprodukte entstehen zur selben Zeit und an demselben Ort wie die weiblichen. Wie diese bilden sie sich aus einem Theil der Ektodermzellen des Manubriums. Ich habe ihre Entwicklung nicht im Genaueren verfolgt, sondern mich damit begnügt, dieses wesentlichste Resultat festzustellen.

1) British Zoophytes, Vol. I, p. 65 u. 66. London 1868.

16. Pennaria Cavolinii, *Ehrenberg.*

I. Historisches.

Pennaria Cavolini ist unter dem Namen Sertularia Pennaria zuerst von *Cavolini*[1]) nach Exemplaren aus der Umgebung von Neapel beschrieben worden. Für die Unvollkommenheit der damaligen Mikroskope, Untersuchungsmethoden und Kenntnisse ist seine Untersuchung vortrefflich zu nennen. *Allman* hat nach ihr und nach einem Spiritusexemplar aus dem Golf von Genua eine Diagnose der Gattung und Art aufgestellt, welche im Wesentlichen richtig ist und auch mehrfach Einzelheiten zutreffend darstellt.

Ausser *Allman* hat nur noch *Louis Agassiz* eine Pennaria beobachtet und als P. gibbosa beschrieben[2]). Sie stammte von der Küste von Florida, doch ist die Uebereinstimmung derselben mit P. Cavolinii so gross, dass wohl eine erneuerte Untersuchung zur Feststellung der Species-Frage nöthig wäre. Die Grösse, Art der Verästelung, Gestalt der Hydranthen, Zahl ihrer Tentakel, Stellung ihrer Gonophoren sind — soweit man nach Beschreibung und Abbildung urtheilen kann, ganz gleich. Die einzigen Unterschiede liegen darin, dass bei P. gibbosa der untere Theil des Rüssels stark bauchig aufgetrieben ist, während dies bei P. Cavolinii in der Regel nicht so auffallend stattfindet. *Cavolini* und dann *Allman* nennen den Hydranthen von P. Cavolinii treffend flaschenförmig, während *Agassiz* den von P. gibbosa einer Champagnerflasche vergleicht. Dieser Unterschied könnte auf einer verschieden starken Füllung mit Nahrung beruhen. Ausserdem soll bei P. gibbosa der Tentakelkranz direkt am Ende des Hydranthenstiels hervorsprossen „without any intervening disk". Da *Agassiz*'s Beschreibung nach Spiritusexemplaren gemacht ist, so wäre ein Irrthum hier nicht unmöglich und dann müsste man die amerikanische Art für identisch mit der europäischen halten.

Allerdings gibt neuerdings *Du Plessis* an, dass er P. gibbosa Agassiz mit P. Cavolini zusammen an denselben Orten bei Neapel gefunden habe und dass dieselbe von der P. Cavolini sich nur durch „un autre arrangement des polypes sur leurs tiges" unterscheide, doch bin ich nicht im Stande gewesen unter einem grossen Material von Pennaria, welches mir die zoologische Station in Neapel zur Verfügung stellte, Exemplare zu finden, die eine andere Anordnung der Hydranthen gezeigt hätten.

---

1) „Abhandlungen über Pflanzenthiere" übersetzt v. *Sprengel,* Nürnberg 1813, p. 61.

2) „Contribut. Nat. Hist. United States".

II. Ueber den Bau.

Die Architektonik des Stockes ist schon von den früheren Beobachtern in einigen Hauptpunkten dargestellt worden. *Carolini* schildert die Entstehung desselben vom ersten Hydranthen an, dagegen ist ihm entgangen, was zuerst *Agassiz* hervorhob, dass nämlich die Endhydranthen sowohl des Stammes, als der Seitenäste erheblich grösser sind als die Seiten-Hydranthen und dass diese vom Stamme aus distalwärts an Grösse abnehmen. *Agassiz* fand auch vollkommen richtig den Grund dafür darin, dass neue Hydranthen-Knospen sich stets nur zwischen dem vorletzten und letzten Hydranthen bilden, oder wie ich vorziehen würde zu sagen: dass nur die End- oder Haupt-Hydranthen neue Hydranthenknospen an ihrem Stiel hervorbringen, alle Seitenhydranthen aber diese Fähigkeit nicht mehr besitzen, dagegen aber Geschlechtsknospen hervorbringen. Da nun andrerseits, wie ich hervorheben möchte, die Seitenhydranthen Gonophoren hervorbringen, niemals aber die Haupthydranthen, so theilen sich also die Hydranthen des Stockes in solche, die Geschlechtsindividuen und in solche, die Hydranthen hervorbringen, oder, wenn man will in geschlechtliche und ungeschlechtliche Hydranthen. Darauf beruht mit die ungemein regelmässige Federgestalt des Stockes, die sofort einer ganz unregelmässigen Verzweigung Platz machen würde, wenn die Seitenhydranthen aus blossen Gonophoren-Trägern zu Hydranthen-Trägern würden. Ausnahmsweise und ganz lokal kommt dies indessen vor, wie ich aus der Abbildung von *Agassiz* entnehme, auf welcher ein Seitenhydranth eines Astes selbst wieder ein kurzes Seitenästchen getrieben hat. Mir selbst ist eine derartige Abnormität nie vorgekommen.

Die Gonophoren entspringen vom Köpfchen des Hydranthen innerhalb des Tentakelkreises (Taf. XVII, Fig. 1), die Hydranthen dagegen knospen am Stiel der ungeschlechtlichen Hydranthen hervor, so dass also hier Gonophoren und Hydranthen ihrer Ursprungsstelle nach sich nicht entsprechen.

Die Hydranthen.

Allman bezeichnet die Hydranthen als „tumid at the base, and thence rapidly tapering to the mouth, so as to assume the form of a flask; filiform tentacles about twelve, terminating in blunt, slightly swollen extremities and springing from a zone at some distance above the base of the hydranth; capitate tentacles about twenty, much shorter than the filiform“ [1]). Dieser völlig genauen Beschreibung möchte ich nur noch die morphologische Deutung der Theile hinzufügen. Die hier erwähnte Basis des Hydranthen oberhalb deren der Kreis von fadenförmigen Tentakeln entspringt, entspricht dem Haupttheil des Polypenköpfchens, welches sich aber dann noch bis zum Rüssel hin fortsetzt, der an der Basis der obersten geknöpften Tentakeln beginnt (Taf. XVII, Fig. 1). Zwischen Körper und Stiel ist ein schmaler Ringwulst (*RW*) eingeschaltet, eine Duplikatur das Ektoderms, die sich wie ein Sockel des Polypen ausnimmt. Das Ektoderm krempelt sich hier gewissermassen nach aussen um und zwischen den aufeinander liegenden Flächen bleibt eine tiefe Rinne, die — wenn ich nicht irre — der Ringfurche von Eudendrium entspricht, sowie der Sockel dem Nesselwall. Auf die Halseinschnürung folgt eine kurze, aber deutlich entwickelte Cambium-Zone mit enorm langen, schmalen, wasserklaren Entodermzellen. Dann erst kommt der eigentliche Stiel.

1) Tubulariden p. 364.

Die fadenförmigen aboralen Tentakeln fand ich immer in der Anzahl von zwölf, *Cavolini* bildet deren auch 12 ab (a. a. O. Tab. V, Fig. 3 u. 4), sagt aber, dass deren bis 20 vorhanden sein können. Mit Recht hebt *Allman* an ihnen das etwas verdickte Ende hervor, als gewissermassen den ersten Schritt zur Bildung von geknöpften Tentakeln; auch *Cavolini* erwähnt diese Eigenthümlichkeit. Diese Tentakel zeichnen sich ausserdem noch dadurch aus, dass ihr Ektoderm einseitig verdickt ist und dort mit Nesselkapseln dicht besetzt, während auf der andern Seite eine ganz dünne Ektoderm-Lage die grossen einreihig aufeinandergeschichteten Entoderm-Zellen überzieht.

III. Entstehung der weiblichen Geschlechtsprodukte.

Wie oben bereits erwähnt wurde, entspringen die Gonophoren ausschliesslich von den Seitenhydranthen. Die weiblichen Stöcke müssen ganz überwiegend in der Majorität sein, denn unter meinem reichen Material fand sich anfänglich nicht ein einziger männlicher Stock, und auch *Cavolini* scheint nur Weibchen gesehen zu haben, da er nur von „Ovarien" spricht, in denen „die Eier oder der Samen (im Sinne von Pflanzensamen!) sich bilden". Allerdings nahm er an, dass die Polypen ganz Allgemein Samen (d. h. Eier) hervorbrächten, die keiner Befruchtung bedürften, allein trotzdem er also von männlichen Gonophoren Nichts wusste, hat er sie doch bei vielen Arten beschrieben. So unterscheidet er bei Eudendrium racemosum zweierlei Eier: traubenförmige Eiergruppen (die weiblichen Gonophoren) und doldenförmige Eiergruppen (die männlichen Gonophoren). Dass es männliche Gonophoren bei Pennaria gibt, ist übrigens nicht zweifelhaft, es sind mir schliesslich mehrere männliche Stöckchen zur Untersuchung gekommen, auch hat *Kölliker* schon vor geraumer Zeit dieselben gesehen und kurz beschrieben. In seinem Aufsatz über die „Polypen" von Messina findet sich folgende kurze Bemerkung über Pennaria eingeschaltet[1]): „So besitzen die Samenkapseln von P. Cavolini eine glockenförmige Gestalt und eine von vier kurzen Lappen umgebene Oeffnung, ferner einen centralen, spindelförmigen hohlen Zapfen, von dessen Basis vier Gefässe in die Wand der Kapsel übergehen, um an der Mündung derselben in ein feines Ringgefäss zusammen zu fliessen, endlich auch vier ocellenartige Flecken an der Basis der Lappen."

Die Gonophoren entspringen innerhalb des Tentakelkreises, dicht über der Wurzel der aboralen Tentakeln. Mehr als vier Gonophoren scheinen nicht gleichzeitig hervorzusprossen, gewöhnlich sind es nur zwei oder drei und auch diese sind — wie schon *Cavolini* angibt — nicht gleichaltrig, sondern eines ist in der Regel den andern weit in der Entwicklung voraus.

Das jüngste Stadium, welches ich beobachtet habe, zeigte sich als eine leichte Vorwölbung des Ektoderms, der bereits eine förmliche Ausstülpung des Entoderms entsprach (Taf. XVII, Fig. 2). In der Tiefe des Ektoderms lagen einige grössere Zellen der Stützmembran auf: die Anlage des „Glockenkerns". Kurz darauf wächst dann der Glockenkern gegen das Entoderm vor als solide kuglige Zellmasse (Fig. 3, *Glk*) und es entsteht die doppelwandige, kelchförmige Entodermlamelle (*entl*). An gefärbten Präparaten fällt es auf, dass der Glockenkern am tiefsten gefärbt ist, ähnlich, aber meist heller das Entoderm, am hellsten, oft nur in den Kernen, das Ektoderm; obgleich also der Glockenkern von Ektodermzellen seinen Ursprung nimmt, ändert sich doch sehr rasch die chemische Beschaffenheit seiner Zellen in Zusammenhang mit ihrer nun beginnenden rapiden Vermehrung.

Beim weitern Wachsthum verwachsen die beiden Blätter der Entoderm-Lamelle in den vier Interradien und es bilden sich so vier zunächst sehr breite Radiärkanäle. Anfänglich stossen ihre

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV (1853), p. 303.

Enden zusammen, wie man auf Querschnitten sieht (Fig. 5, *rad*), dann aber entfernen sie sich mehr und mehr voneinander und das Verbindungsstück der Entodermlamelle zieht sich zu einer einfachen Zellenschicht aus. Die innere Wand der Radiärkanäle ist im Stadium von Fig. 5 gradlinig und die vier Radiärkanäle stossen in rechten Winkeln zusammen, so dass die Schnittfläche des Ovariums auf Querschnitten ein regelrechtes Quadrat darstellt. Nun spaltet sich der Glockenkern in zwei Blätter, ein dünnes, äusseres, welches dem Subumbrellar-Epithel und ein viel dickeres inneres, welches dem Ektoderm-Ueberzug des Manubriums entspricht (Taf. XVII, Fig. 4). Bald erhebt sich die Entoderm-Kuppe (Fig. 4, *enth*) zu einem kolbigen Spadix (Taf. XVIII, Fig. 1, *Sp*) und das innere Blatt des Glockenkerns wird zum Ovarium, einem dicken Mantel von Keimzellen (*Ov*), deren äussere Oberfläche von einem ganz dünnen einschichtigen Epithel (*Ekt''*) bedeckt ist. Das Ovarium besteht zunächst aus kleinen, rasch sich vermehrenden Zellen mit kleinem Kern und punktförmigem Nucleolus. Wenn das Gonophor bereits eine Länge von 0,48 Mm. erreicht hat, messen dieselben immer noch nicht mehr als 0,01 Mm. im Durchmesser. Dann vergrössern sie sich langsam, die Kerne werden Keimbläschen ähnlicher und nun bemerkt man zuerst, dass einzelne von ihnen stärker wachsen und feine Dotterkörnchen in sich ablagern (Taf. XVIII, Fig. 2, *ov*). Dies sind die späteren Eier, während die ganze Masse der übrigen Keimzellen nur als Nährzellen funktionirt. Viele Hunderte von ihnen erfüllen das Ovarium, so dass die wenigen definitiven Eizellen anfänglich noch ganz dagegen verschwinden (Taf. XVIII, Fig. 2, *ov*). Es sind ihrer von Anfang an nicht mehr als sich Eier bilden, nämlich 10—12, eine Rückbildung einzelner von ihnen, wie dies von *Ciamician* für Tubularia angegeben wird, kommt nicht vor.

Die weitere Entwicklung beruht dann auf dem raschen Wachsthum dieser Eizellen einerseits und dem langsamen Schwinden der Nährzellen andrerseits. Die Letzteren wachsen nicht viel über die Grösse hinaus, die sie in Fig. 3, Taf. XVIII erreicht haben. Sie fangen dann an sich langsam zu verkleinern und werden von den wenigen, aber rasch wachsenden Eizellen mehr und mehr zusammengedrängt. Man findet sie schliesslich nur noch in den Spalten, welche zwischen den aneinanderstossenden Eiern bleiben, sowie an der Eioberfläche unter dem jetzt äusserst zarten Epithel des Manubriums (Fig. 4, 5, 6). In diesem Stadium sind sie dann beinah nur noch Kern (Fig. 6, *Nz*); ohne Zweifel lösen sie sich schliesslich ganz auf, doch ist mir ein Gonophor mit völlig reifen Eiern und gänzlich verschwundnen Nährzellen nicht vorgekommen. Die grössten Eier meiner Präparate haben eine Länge von 0,037 Mm. bei einer Dicke von etwa 0,020 Mm.; ein Keimbläschen enthielten sie nicht mehr (Fig. 6), zeigen dagegen eine feine membrana vitellina (*Mv*). Sie färben sich mit Carmin nicht stark, da der feinkörnige, gleichmässige Dotter nur schwach Farbstoff annimmt und dieser die grösste Masse des Eies bildet. Die merkwürdigen „Pseudo-Zellen", wie sie zuerst von *Kleinenberg* bei Hydra, jetzt auch von *Ciamician* bei Tubularia beschrieben wurden, kommen bei Pennaria nicht vor. Das Keimbläschen fand ich zuletzt in einem wenig kleineren Ei; es stand wohl unmittelbar vor seiner Metamorphose, da der Nucleolus sich so ausgedehnt hatte, dass er den Kern fast ausfüllte.

Das Gonophor selbst verändert sich während dieser Entwicklung der Eier in folgender Weise. Der dickwandige, wenn auch nur einschichtige Entodermschlauch des Manubrium wächst weiter, so lange die Eier noch wachsen und besteht aus langen, schmalen, kleinkernigen Epithelzellen (Taf. XVIII, Fig. 4 u. 5, *ent*); eine Muskelschicht konnte an ihm weder innen noch aussen auf der Stützlamelle erkannt werden. Das Ovarium, aus den wenigen grossen Eizellen (*Ov*) und den Nährzellen (*Nz*) bestehend, trägt eine Hülle von platten Epithelzellen, die mit dem Wachsthum des Gonophors immer mehr sich dehnen und schliesslich eine Membran von äusserster Dünne darstellen, in welcher in weiten

Abständen einzelne Kerne liegen (Fig. 6, *ekt''*). In ähnlichem Mass wie diese Haut verdünnen sich auch die der Medusenglocke entsprechenden Theile, vor Allem die subumbrellare Ektodermlage und die Entoderm-Lamelle. Erstere besteht übrigens auch in grossen mit nahezu reifen Eiern erfüllten Gonophoren aus einer einfachen Lage dichtgedrängter kleiner Epithelzellen (Fig. 6, *ekt'*), während die Entodermlamelle nur an der Stelle der Radiärkanäle eine gewisse Dicke behält, zwischen ihnen dagegen zu einer ganz feinen Membran wird, die aber doch noch in regelmässigen Abständen spindelförmige Kerne einschliesst (*entl*). Sie wird von aussen und von innen von einer Stützlamelle überzogen und diese dienen zwei Muskellagen zur Stütze, einer äusseren Längsfaserschicht (*LM*) und einer innern (subumbrellaren) Ringfaserschicht (*RM*). Sowohl auf Quer- und Längsschnitten sind diese Muskelschichten deutlich, wie auch an Flächenbildern von Zupfpräparaten (Taf. XVIII, Fig. 7 u. 8); bei Letzteren sieht man, dass die beiden Faserzüge sich rechtwinklig kreuzen, ähnlich wie dies auch bei den beiden Muskelschichten des Rüssels und Hydranthenköpfchens [1]) der Fall ist. Die Radiärkanäle sind in jüngeren Gonophoren, bei welchen die Scheidung der Keimzellen in definitive Eier und Nährzellen noch nicht eingetreten ist, mit geräumigem Lumen versehen (Taf. XVIII, Fig. 1), später aber schwindet dies im grössten Theil ihrer Länge und sie bleiben blos an der Spitze noch hohl, wo sie sich aber zugleich zu grossen, auf dem Längsschnitt spindelförmigen Blasen erweitern und zu einem Ringgefäss verbinden (Fig. 5, *RK*). Die blasigen Erweiterungen liegen im Innern von vier radialen Wülsten, welche — wie dies von *Allman* bereits geschehen ist — als Tentakel-Bulbi zu deuten sind. Der Raum zwischen ihnen ist von Ektoderm-Zellenmasse erfüllt und hier bildet sich später ein Glokkenmund.

Völlig reife Gonophoren befanden sich nicht unter meinem Material, und ich kann deshalb über dieselben nur aus den Angaben von *Cavolini* den Schluss ziehen, dass hier die Embryonal-Entwicklung jedenfalls nicht schon im Gonophor vor sich geht, sondern dass hartschalige Eier gebildet werden, bestimmt, den Winter über auszudauern. *Cavolini* fand in seinen Aquarien r a u h e, ovale, weissliche Körper, welche an der Oberfläche des Wassers umherschwammen und hielt sie — gewiss mit Recht — für die Eier der Pennaria; dass dieselben eine Schale besitzen, geht aus meiner oben mitgetheilten Beobachtung hervor, wenn sie freilich auch nur das erste Stadium derselben betraf; die weisse Farbe werden die Eier erst bekommen, wenn die Schale so dick ist, dass das röthliche Ei nicht mehr hindurchschimmert. *Cavolini* hat den Act der Eiablage nicht gesehen, wohl aber konnte er reife Gonophoren durch Quetschung mit Nadeln zur künstlichen Entleerung der Eier veranlassen. Dabei beobachtete er „einen langen schwarzen Körper, der für die an ihn angereiheten Eier das Geschäft des Mutterkuchens vertritt": das Manubrium.

Allman vermuthet, dass die Gonophoren, obgleich medusenförmig, sich doch nicht vom Polypen ablösen. Dennoch theilte mir Herr Professor *Trinchese* in Neapel mit, dass er spontan vom Stock losgelöste Gonophoren Schwimmbewegungen machen sah. Leider liess es sich nicht mehr feststellen, ob dieselben männlichen oder weiblichen Stöcken angehört hatten. Bei Siphonophoren sind die Fälle nicht selten, wo schwerbeladene Gonophoren sich loslösen, um kürzere oder längere Zeit hindurch schwache Schwimmbewegungen auszuführen (Agalma, Galeolaria); es wäre aber denkbar, dass etwa blos die m ä n n l i c h e n, nach *Kölliker* mit Augenflecken versehenen Gonophoren sich loslösten, die weiblichen aber sitzen blieben.

1) Die angezogenen Figuren beziehen sich auf das Hydranthenköpfchen, können aber auch für die Glocke gelten.

IV. Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte.

Die Entwicklungsgeschichte der männlichen Gonophoren fällt der Hauptsache nach mit der der weiblichen zusammen. Wie schon aus *Kölliker*'s Schilderung hervorgeht, ist das Gonophor medusoid und besitzt sogar Augenflecke. Dasselbe bildet sich unter Vermittlung eines Glockenkerns und ist in den jüngeren Stadien von einem weiblichen Gonophor nicht zu unterscheiden; Fig. 1 auf Taf. XVIII könnte ebensogut ein männliches Gonophor sein als ein weibliches. Später aber gehen aus den primären männlichen Keimzellen Spermatoblasten hervor und aus diesen Spermatozoen, die nun als ein dicker Mantel den Spadix umgeben und selbst wieder von einem feinen Epithel umhüllt werden.

Soweit mein Material reichte, blieb der Bau der männlichen Gonophoren dem der weiblichen ganz gleich, es ist aber möglich, dass zuletzt noch kleine Differenzen hervortreten, die mir entgangen sind. Lebende Gonophoren habe ich nicht vor mir gehabt, da die Geschlechtsreife im Hochsommer eintritt, zu welcher Zeit ich Neapel längst verlassen hatte.

17. Tubularia mesembryanthemum, *Allman.*

Die Bildung der medusoiden Gonophoren und der Geschlechtszellen in ihnen ist zuerst durch *Ciamician* bekannt geworden, dessen Resultate ich schon an einem andern Ort bestätigt habe [1]). Tubularia war die erste Gattung, mit welcher ich meine Hydroiden-Studien begann, und die Beobachtung der Genese von beiderlei Geschlechtszellen aus dem Glockenkern zeigte mir zuerst, dass der *Beneden*-sche Modus der Sexualzellen-Genese für die Hydroiden nicht allgemeine Gültigkeit besitzen könne. Da in zwei Abhandlungen von *Ciamician* [2]) die Gonophoren-Bildung eingehend dargestellt ist, so will ich hier nur kurz das Wesentliche darüber zusammenfassen.

Weibliche und männliche Gonophoren sprossen an der Basis des aboralen Tentakelkreises hervor und zwar von mehr oder minder langen, hohlen und verästelten Stielen, den Gonophoren-Trägern. Die erste Anlage ist die doppelwandige Hohlknospe, in deren Spitze sehr bald schon durch Wucherung des Ektoderms eine tiefe, zweite Zellenlage in Form eines rundlichen Polsters entsteht: der Glockenkern. Dieser ist anfänglich solid und bekommt erst sekundär eine Höhlung, wächst gegen die Entodermkuppe der Hohlknospe, drängt sie in der bekannten Weise zurück und gibt so Anlass zur Bildung der primären Entodermlamelle. Zugleich erweitert sich seine Höhle und bedingt dadurch eine Scheidung seines Zellmaterials in zwei Schichten oder Blätter, ein basales, inneres, aus dem später der Ektodermüberzug des Manubriums hervorgeht und ein gewölbtes, oberes, welches später zum Subumbrellar-Epithel wird. Nur aus dem basalen Blatt gehen die Geschlechtsorgane, Ovarium oder Spermarium, hervor, doch ist jetzt noch kein Unterschied zwischen den Zellen der beiden Blätter zu erkennen, es sind kleine, plasmareiche, in starker Vermehrung begriffene Zellen, die noch keinen specifischen Charakter angenommen haben.

Nun erhebt sich die Entodermkuppe zum Spadix und mit ihr das innere Blatt des Glockenkerns, und während dieses Manubrium emporwächst, häufen sich die Zellen seines Ektoderms immer mehr, ordnen sich in mehreren Schichten übereinander und nehmen den Charakter männlicher oder weiblicher Keimzellen an; nur die Oberflächenschicht wird zu einem dünnen Epithel, welches an der Spitze des Manubrium, wo die Sexualzellen fehlen, etwas dicker ist. *Ciamician* lässt die Geschlechtszellen-Masse „zwischen Ento- und Ektoderm" liegen, mir scheint indessen diese Ausdrucksweise keinen Vortheil zu bieten, da kein Zweifel sein kann, dass die Sexualzellen ausserhalb der Stützlamelle liegen und von Ektodermzellen (Glockenkern) herstammen. Ebensowenig kann ich diesem Autor beistimmen,

---

1) Zool. Anzeiger, 1880, p. 226.

2) „Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXX, p. 501, 1878, und ebendaselbst Bd. XXXII, p. 323, 1880.

wenn er sagt: „die Ektodermzellen behalten an der Spitze des Spadix ihren ursprünglichen epithelialen Charakter bei“ [1]), d. h. sie wandeln sich hier nicht in Sexualzellen um. Ich halte vielmehr die Zellen des Glockenkerns für indifferente Zellen, deren Scheidung in epitheliale und sexuelle erst später erfolgt.

Die Ausbildung der Medusenglocke soll hier nicht im Einzelnen geschildert werden; Radiärkanäle und Ringkanal sowie Tentakel fehlen, dagegen aber sind bei Weibchen acht, bei Männchen vier Randwülste vorhanden. Bei den Weibchen hat die Glocke die Bedeutung eines Brutraums, in dem sich die Eier bis zur Actinula-Form entwickeln, bei den Männchen ist eine Glockenhöhle nur virtuell vorhanden, in Wirklichkeit aber füllt der schwellende Hoden dieselbe vollkommen aus, wenigstens bis zur Reife des Samens. Wenn dieser theilweise schon durch den Glockenmund entleert ist, bleibt wohl auch freier Raum im Innern der Glocke, in welchem man dann Massen von Spermatozoen umherwimmeln sieht.

Auch bei den Weibchen füllt das schwellende Ovarium schon sehr früh die Glockenhöhle aus; doch wird nur ein kleiner Theil der Hunderte von Keimzellen zu Eiern (etwa vier bis acht), die übrigen dienen als Nährzellen. Nach dem, was ich selbst gesehen und was mit den Angaben *Ciamician*'s stimmt, handelt es sich hier um denselben Process, wie er bei andern Hydroiden (Pennaria, Coryne) vorkommt; die Nährzellen wachsen bis zu einem gewissen Maximum heran und nehmen von da an allmälig an Grösse ab, bis sie ganz zerfallen und aufgelöst werden. Die Ernährung der Eizellen findet also nur in flüssiger Nahrungsform statt.

Damit steht eine kurze Notiz von *Balfour* in Widerspruch [2]), in welcher er das Wachsthum der Eizellen von Tubularia auf Kosten der Nährzellen als einen „Process wirklicher Fütterung“ bezeichnet, „ganz so, wie sich eine Amöbe von andern Organismen ernährt“. *Balfour* gelangte zu dieser Ansicht durch das Studium von Schnitten, auf welchen er die Grenzlinien zwischen dem Ei und den unmittelbar anstossenden Nährzellen undeutlich fand. Vermuthlich lag ihm hier ein täuschendes Bild vor, denn ich sehe sowohl am lebenden oder mit schwacher Essigsäure frisch behandelten Gonophor als an Schnitten die Nährzellen überall scharf begrenzt; sie werden nur alle gleichzeitig kleiner, während das Ei weiter wächst, und so zweifle ich nicht, dass hier derselbe Process vorliegt wie bei Pennaria und Coryne.

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXII, p. 329.
2) Vergleich. Embryologie I, p. 28.

18. Die Gattung Corymorpha, *Sars.*

Alle Arten dieser grössten Tubulariden bilden keine Stöcke, sondern bestehen aus einzelnen Hydranthen, auf deren Köpfchen die Medusenknospen hervorsprossen und zwar unmittelbar vor dem aboralen Tentakelkreis theils direkt, theils auf verzweigten Stielen, ganz ähnlich wie die Gonophoren bei Tubularia. *M. Sars* [1]) fand zuerst C. nutans an der norwegischen Küste (1835), eine Art, die die bekannten, durch ihren einzigen Randtentakel leicht kenntlichen Corymorpha-Medusen (Steenstrupia, *Forbes*) hervorbringt. Später wurden dann noch mehrere Arten bekannt und unter ihnen solche, bei welchen sich die Geschlechtsindividuen, obgleich von medusoidem Bau, doch nicht loslösen, so C. pendula, *L. Agassiz,* und C. arctica, *Korén* und *Danielssen.* Beide wurden deshalb von *Allman* [2]) zu einer neuen Gattung Monocaulus vereinigt, ja sogar zu einer besondern Familie der „Monocaulidae" erhoben. Corymorpha arctica besitzt noch die vier Radiärgefässe und vier Ocellar-Bulbi der sich loslösenden Corymorpha-Medusen, dagegen keinen Glocken-Mund. Samen und Eier sollen im „Glockenraum" (doch wohl in der ektodermalen Wand des Manubriums) enthalten sein. Dies ist zugleich die grösste der bekannten Arten, deren Polypen bis 5 Zoll hoch werden. Leider ist über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei ihr Nichts bekannt. Bei einer der andern Arten, Corymorpha Sarsii, wurde von denselben Autoren die Entwicklung der Sexualprodukte von dem Stadium an geschildert und abgebildet, in welchem die Eizellen „gleich grossen Amöben" im Ektoderm des Manubriums umherkriechen. Jedenfalls sind dies nicht die „jüngsten Zustände der Eier", wie die Verfasser meinen, und man kann aus ihren Angaben nicht entnehmen, auf welche Weise und wo die Geschlechtszellen entstehen. Es wäre in Bezug auf die hier behandelten Fragen von besonderem Interesse, die Corymorpha-Arten untersuchen zu können; man würde wahrscheinlich verschiedne Stadien phyletischer Entwicklung bei ihnen vertreten finden.

Das Corymorpha-Material, welches mir zu Gebote stand, war ein äusserst dürftiges, es bestand in einer einzigen, weiblichen Meduse, welche ich zu Neapel am 19. März 1882 im Auftrieb fand. Es war keine ächte Steenstrupia Forbes, sondern eine Euphysa Forbes, da die Glocke des Scheitelaufsatzes und Stielkanals entbehrte, möglicherweise gehörte sie zu Euphysa meditteranea Haeckel, von der indessen nur das Männchen von *Haeckel* beobachtet wurde (Syst. Medus. p. 32), während mein Exemplar ein weibliches war. Glücklicherweise befand sich dies einzige Thier in einem Stadium, welches hinlängliche Sicherheit über die Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen gewährte. In Schnitte zerlegt,

1) „Beskrivelser" 1835, p. 6.
2) „Tubulariden" p. 395.

zeigte sich das Ektoderm des blasig aufgetriebenen Manubrium von unten an bis gegen die Spitze hin verdickt, aus zwei bis drei Zellschichten zusammengesetzt und grossentheils aus Zellen gebildet, welche sich bereits als junge Eizellen erkennen liessen (Taf. XII, Fig. 1, *eiz*). Nach aussen waren sie von blasigem Epithel (*ep*) bedeckt, gegen die Stützlamelle hin lagerten junge Keimzellen. Ebensolche junge Keimzellen bildeten zusammen mit den Epithelzellen das Ektoderm im untern Theil (Halstheil) des Manubrium. Das Entoderm enthielt nirgends Zellen, die man als Ei- oder Keimzellen hätte ansprechen können, es war überhaupt einschichtig.

Hält man hierzu die Befunde bei andern Medusenknospen, z. B. bei Cladonema radiatum, so bleibt kein Zweifel, dass die Eizellen hier aus den Ektodermzellen des Manubrium entstehen. Der Umstand, dass die grosse Mehrzahl der Eizellen einer bestimmten Region des Manubriums sich auf dem gleichen Entwicklungsstadium befindet, lässt schliessen, dass eine jede von ihnen zum Ei wird, dass also Nährzellen wie bei Cladonema nicht vorkommen, auch ist es wahrscheinlich, dass die Entstehung der Ovarien erst nach der Loslösung der Medusen vom Polypen vor sich geht.

Auch ohne eine männliche Meduse untersucht zu haben, kann man doch aus dem Befund beim Weibchen mit grosser Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass die männlichen Geschlechtszellen in gleicher Weise entstehen wie die weiblichen. Bis jetzt ist mir wenigstens kein Fall vorgekommen, in welchem die männlichen Keimzellen bei Medusen ihre Entstehung aus dem Glockenkern oder seinem Derivat, dem Ektoderm des Manubriums aufgegeben hätten, solange die weiblichen sie beibehalten haben, während umgekehrt mehrfach der Fall vorkommt (Podocoryne), dass die männlichen Keimzellen aus dem Glockenkern hervorgehen, während die weiblichen dem Entoderm entspringen. Damit stimmt denn auch die Abbildung, welche *Allman* (Tub. XIX, Fig. 5) von einer männlichen Meduse gibt und bei welcher offenbar die Samenmasse im Ektoderm des Manubriums liegt.

19. Gonothyraea Lovéni, *Allman.*

I. Allgemeines; Architektonik des Stockes.

Das Material zu den nachfolgenden Untersuchungen habe ich theils selbst im Hafen von Marseille gesammelt (im Frühjahr 1878), theils durch die Güte meines verehrten Freundes Hrn. Professor *Marion* von dort zugesandt erhalten. Eine Nachprüfung der erhaltenen Resultate wurde an Exemplaren angestellt, welche aus dem Kieler Hafen stammen und deren Zusendung ich Hrn. Dr. *Blanc* in Kiel zu danken habe.

Gonothyraea ist sehr günstig für Studien über die Entstehung der Geschlechtsstoffe, weil sie trotz ziemlicher Grösse der Stöckchen ein durchsichtiges Perisarc hat, und ihr Studium musste besonders interessant erscheinen, weil sie in dem Bau ihrer Gonophoren grade in der Mitte steht zwischen den Campanulariden mit freier Medusenbrut (Obelia, Clytia) und denjenigen mit einfachen Sporophoren (Campanularia); bekanntlich bringt sie sog. Meconidien hervor, festsitzende Medusen, in denen die Geschlechtsstoffe reifen und die Embryonen sich entwickeln.

Obgleich Gonothyraea oft beschrieben worden ist, so sind doch einige nicht unwesentliche Punkte in der Architektonik des Stockes oder — was dasselbe sagt — in den Wachsthumsgesetzen desselben unbeachtet geblieben. Dies bezieht sich zunächst auf den Ursprung der Gonangien, von denen allgemein angegeben wird, dass sie in den Astwinkeln entspringen (siehe z. B. *Hincks,* Br. Zooph. p. 181). So scheint es allerdings, bei genauerem Zusehen aber bemerkt man, dass das Gonangium von dem Stiel eines einzelnen Hydranthen entspringt und zwar von der Basis desselben, da wo derselbe vom Stamm oder Hauptast abgeht (Taf. X, Fig. 2). Bei Anwendung stärkerer Vergrösserung kann man sich von diesem in theoretischer Beziehung nicht gleichgültigen Verhältniss an Gonangien jeden Alters leicht überzeugen. Damit steht es auch — wie ich glaube — in Zusammenhang, dass diese Gonangium-treibenden Hydranthen niemals zu einem Seitenzweig auswachsen; sie bleiben, was sie von Anfang an waren, einfache, kurz gestielte Hydranthen, die zu weiterer Knospenbildung nicht mehr fähig sind. Wenn es trotzdem häufig vorkommt, dass ein Gonangium in der Achsel zweier Zweige sitzt, so beruht dies nicht auf einem Auswachsen des Gonangium-tragenden Hydranthen, sondern darauf, dass neben diesem ein zweiter Hydranth hervorgesprosst und zum Seitenzweig ausgewachsen ist: ohne Ausnahme findet man am Grunde eines solchen Seitenastes noch den einzelnen, das Gonangium tragenden Hydranthen. Man kann also die Hydranthen von Gonothyraea in Gonangium-Träger und Astbildende eintheilen oder auch in geschlechtliche und ungeschlechtliche, ganz ähnlich wie bei Pennaria oder Eudendrium. Besondere Zweigknospen, von denen öfters gesprochen wird, gibt es, genau genommen, nicht; vielmehr beruht hier wie überall —

soweit ich es kenne — die Astbildung auf dem Auswachsen von Hydranthen, es gibt also — abgesehen von den Wurzelausläufern — nur Hydranthenknospen, allein es kommt besonders in den Spitzen des Stockes vor, dass eine solche in die Höhe schiesst, ohne sofort den Hydranthen zu entwickeln, der sich dann erst später entfaltet, manchmal erst dann, wenn bereits die Anlage zu einer Seitenknospe schon vorhanden ist.

Männliche und weibliche Gonangien sind der Gestalt und Grösse nach (Taf. X, Fig. 8) einem umgekehrten Zuckerhut vergleichbar, ihre Stiele sind kurz und durch 4—5 Ringeln biegsam gemacht. Bei manchen Stöcken sitzen häufig zwei Gonangien nebeneinander und in der Regel bildet sich in jedem Astwinkel mindestens eines aus.

Die Gonangien besitzen den gewöhnlichen Bau des Campanulariden-Gonangiums; das dünne, röhrenförmige Blastostyl breitet sich an der Endfläche zu der ambosförmigen Deckenplatte aus (Taf. X, Fig. 6, *Dkp*) und treibt auf seiner einen Seite eine grössere Zahl von Gonophoren, welche von oben nach unten hervorsprossen. Letzteres scheint selbstverständlich, wenn man den Zweck der Einrichtung, das Heraustreten der reifen Gonophoren an der Spitze des Gonangiums dabei im Auge hat, es ist aber doch nicht zu vergessen, dass es auf einer ganz besondern Anpassung beruht, denn die gewöhnliche Knospungsfolge an andern Stellen der Hydroiden geht umgekehrt von unten nach oben, also distalwärts.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die Eizellen von Gonothyraea entstehen im Entoderm des Stammes und der Zweige und wandern von dort in die Gonangien und Gonophoren ein. Gonothyraea ist eine der ersten Arten, an welchen ich die coenosarcale Entstehung der Eizellen beobachtete (Frühjahr 1878). Die erste Mittheilung darüber erschien 1880 [1]), eine ausführlichere folgte 1881 [2]). Ich begnügte mich damals damit, den Ort festzustellen, an welchem sich die Eizellen differenziren, ohne noch näher darauf einzugehen, welche Zellen es sind, die sich zu Eizellen umwandeln. Selbstverständlich konnte man aber damals nur an eine Abstammung der Eizellen von irgend welchen entodermalen Elementen denken, da die Thatsache einer Wanderung von Zellen aus dem einen in das andere Keimblatt noch nicht vorlag. So trug ich denn auch kein Bedenken, den Ausdruck „sie entstehen im Entoderm“ in der französischen Abhandlung mit „aux dépens de l'entoderme“ wiederzugeben. *De Varenne* [3]), der die coenosarcale Entstehung der Eizellen bestätigte, spricht sich über diesen Punkt bestimmt dahin aus, dass die Eizellen differenzirte Entodermzellen sind, freilich ohne die Möglichkeit einer ektodermalen Abstammung und nachträglichen Einwanderung überhaupt in Rechnung zu ziehen und ohne einen Nachweis durch Zeichnungen zu versuchen [4]). Er isolirte die Bestandtheile des Coenosarcs durch Maceration und glaubte so alle Zwischenformen von der gewöhnlichen Entodermzelle bis zur wohl charakterisirten Eizelle gesehen zu haben. Auch ich bin lange Zeit hindurch dieser Ansicht gewesen und erst die Zusammenfassung aller meiner bei Hydromedusen gewonnenen Resultate und die daraus sich ergebenden Schlüsse machten mich schwankend und drängten mich zu einer Nachuntersuchung mittelst der vorher nicht angewandten Schnittmethode. Flächenbilder, optische Schnitte und Isolirung der

1) „Zool. Anzeiger“ 1880, Nr. 55.

2) Annales scienc. nat. zool. 1881.

3) „Polypes hydraires“ p. 33.

4) Die betreffenden Zeichnungen, Pl. XXXIII, Fig. 4 u. 5, enthalten nur bereits differenzirte Eizellen, die als einziger Inhalt in die Conturen des Entoderms eingezeichnet sind.

zelligen Elemente lassen die Verhältnisse nicht vollständig erkennen, wenn sie auch ganz wohl genügen, um zu erkennen, dass die bereits differenzirten Eizellen des Coenosarcs niemals die Leibeshöhle begrenzen, wie *de Varenne* irrthümlicherweise angibt.

Mögen die Eizellen (*ov*) noch so stark in die Leibeshöhle vorspringen, sie nehmen nie an ihrer Begrenzung Antheil, sondern sind stets von einer dünnen Brücke von Epithelsubstanz überdeckt, welche die benachbarten Epithelzellen miteinander verbindet (vergleiche den optischen Schnitt Taf. X, Fig. 7, rechts). Grade dieser Umstand aber, den ich schon bei mehreren Arten hervorheben musste, ist in Bezug auf die Abstammungsfrage der Keimzellen von der grössten Bedeutung, denn nicht blos die älteren Eizellen, sondern schon die allerjüngsten sind von dieser Entodermschicht überzogen und liegen also gewissermassen in der Tiefe des Entoderms, wenn man sich bei einer einschichtigen Zelllage dieses Ausdrucks bedienen darf. Die angezogene Figur 7 auf Taf. X ist noch in der Meinung gezeichnet, dass die Eizellen aus entodermalen Epithelzellen entstehen und in der That scheint ja die Flächenansicht des Entoderms sehr dafür zu sprechen; hier liegen scheinbar alle Uebergänge von der einfachen Epithelzelle (*ent*) durch Zellen derselben Grösse, aber mit homogenem plasmareichem Körper (*ent'*, *ent''*) zu grösseren plasmareichen Zellen mit verändertem Kern (*ent'''*) und schliesslich bis zu wirklichen Eizellen (*ov*) nebeneinander. Die rechts in den optischen Schnitt eingezeichnete Zelle *ent'* hielt ich zur Zeit, als ich die Zeichnung machte für eine in Umwandlung begriffene Entodermzelle, muss aber jetzt glauben, dass ich mich darin getäuscht habe, denn auf Schnitten finde ich nicht einen einzigen Fall, in dem eine schon in Umwandlung begriffene Zelle die Leibeshöhle begrenzte; sie sind ausnahmslos von dünner Entodermschicht bedeckt, was natürlich in Flächenansicht verschwindet und auch auf dem optischen Schnitt nicht immer mit Sicherheit erkannt werden kann. Taf. XXIV, Fig. 8 zeigt einen Längsschnitt aus der Spitze eines jungen Stockes; das Entoderm ist einschichtig, wie immer, enthält aber einzelne eingeschaltete Zellen auf der Stützlamelle, die die Oberfläche nicht erreichen. Diese Zellen sind die werdenden Eizellen, wie z. B. die Zelle *kz* sehr wohl schon erkennen lässt. Die danebenliegende Keimzelle *kz'* ist noch sehr klein und hat einen Kern, der in Grösse und Form den ausserhalb der Stützlamelle liegenden Kernen des Ektoderms mindestens ebenso nahe steht, als denen der Entodermzellen. Da es nun nicht zu bezweifeln ist, dass sich Ektodermzellen ins Entoderm durchbohren können (siehe oben: Pachycordyle p. 90), so wird auch hier die Möglichkeit, dass die Keimzellen des Entoderms eingewanderte Ektodermzellen sind, nicht ausgeschlossen werden können. Eine Entscheidung aber, ob sie es sind, oder nicht, lässt sich lediglich auf die Untersuchung der einen Art nicht fällen.

Die Zone des Stockes, in welcher Eizellen entstehen ist sehr weit ausgebreitet und die Eizellen bilden sich bereits, ehe noch die geschlechtliche Fortpflanzung äusserlich begonnen hat, d. h. ehe noch ein einziges Gonangium gebildet ist. Der junge Gonothyraea-Stock wächst rasch empor, verzweigt sich nach allen Seiten und bildet schliesslich einen dichten Busch von etwa 4,5 Cent. Höhe, ohne dass noch irgend ein Gonangium sichtbar ist. Dann erst beginnt die geschlechtliche Fortpflanzung indem in rascher Folge tief unten beginnend die Gonangien hervorsprossen und allmälig gegen die noch weiter wachsenden Spitzen des Stockes empor rücken. Bevor nun das erste Gonangium hervorsprosst liegt schon das Entoderm des Stammes und der Aeste voll von Eizellen, die älteren unten im Stock, die jüngeren weiter oben. Eine bestimmte Lokalisirung bestimmter Keimzonen für jedes einzelne Gonangium findet nur insofern statt, als die geringelten Basal-Stücke der Stammglieder besonders zahlreiche Eizellen produciren und ebenso auch die geringelten jener einzelnen, oben als geschlechtliche bezeichneten Hydranthen, von deren Wurzelstück später ein Gonangium hervorwächst,

doch ist die Eibildung nicht auf diese Stellen beschränkt und sobald die fertigen Eizellen ihre Wanderung beginnen, verwischt sich natürlich die relative Localisirung der Keimstätte vollständig. Am besten lässt sich dieselbe an Stöcken erkennen, die bereits in Gonangienbildung eingetreten sind und bei denen nun mit dem weiteren Wachsthum des Stockes auch die Gesammt-Keimzone sich nach oben verschiebt. In einem solchen Stöckchen fand ich die Keimzellen-Bildung an der Basis des drittobersten Hydranthen beginnen; weiter oben war noch Nichts davon zu sehen. In dem geringelten Basalstück des Hauptstammes direkt unterhalb der Basis des dritten Hydranthen, sowie in Letzterer selbst lag das Entoderm voll von jungen Eizellen und Keimzellen, die in der Differenzirung begriffen waren, ganz so wie es Taf. X, Fig. 7 oder Taf. XXIV, Fig. 8 zeigen. Unterhalb dieser Special-Keimzone folgte eine an Eizellen ärmere Strecke und an der nächsten Abzweigung wieder ein zweites, etwas weiter vorgeschrittenes Eibildungs-Centrum. Der fünfte und sechste Hydranth fussten ebenfalls auf solchen Special-Keimzonen und meistens trug schon der fünfte eine junge Gonangium-Knospe, der sechste eine etwas weiter entwickelte, der siebente zeigte ein Gonangium im Begriff das erste Gonophor zu bilden.

Je weiter nach unten man die Musterung des Stockes fortsetzt, um so mehr liegen die Eizellen zerstreut im ganzen Stamm- oder Astglied, ein Beweis, dass sie ihre Keimstätte selbstständig verlassen haben; noch weiter unten werden die Eizellen seltner, auch kommen ganz junge kaum noch vor, und zuletzt in den tiefsten Theilen des Stockes hören die Eizellen ganz auf. Dieses allmälige Abnehmen und schliessliche Verschwinden der Eizellen steht in genauer Beziehung zu der Ausbildungsstufe der Gonangien in dem betreffenden Abschnitt des Stockes. Ganz unten, wo dieselben schon völlig reif sind und keine neuen Gonophoren mehr hervorbringen, vielleicht schon entleert und abgestorben sind, fehlen die Eizellen im Coenosarc, weiter oben, wo die Gonophoren-Bildung noch in Gang ist, enthält das Entoderm noch Eizellen, wenn auch nicht mehr in der Menge, wie ursprünglich, oben aber, wo die Bildung der Gonophoren erst begonnen hat, liegt das Coenosarc voll von Eizellen und am zahlreichsten sind sie ganz oben im Stock, wo es demnächst zur Bildung neuer Gonangien kommen wird.

Aus diesen Daten geht hervor, dass die Eibildung der Gonangien-Bildung stets vorhergeht, zeitlich sowohl als örtlich, dass jeder Abschnitt des Coenosares nur eine bestimmte Zahl von Eizellen liefert, welche aus ihm verschwinden, wenn das zugehörige Gonangium völlig ausgereift ist und dass die Eizellen nicht etwa vorgebildet von Anfang an im Stock enthalten sind, sondern dass sie erst in den Keimzonen entstehen, welche sich fortwährend unter der Spitze des Stockes neu bilden, solange der Stock wächst.

Das gesetzmässige Verschwinden der Eizellen lässt nur die Erklärung aktiver Wanderung zu; durch blosse Wachsthumsverschiebungen könnten die Eizellen niemals aus dem Coenosarc in das Gonangium gelangen, abgesehen davon, dass starke Wachsthumsverschiebungen überhaupt nur in den jüngsten Stammesgliedern vorkommen. Dass die Eizellen kriechen können, ist schon nach Analogie anderer Arten anzunehmen und wird durch die vielfach verzogene Gestalt der Eizellen noch weiter bestätigt, es fragt sich nur, wie weit sie es wirklich thun und von welcher Bedeutung für den normalen Verlauf der Eibildung diese Fähigkeit ist.

Zunächst scheint mir aus den Thatsachen hervorzugehen, dass die Eizellen in der Regel keine weiten Wanderungen machen und dann, dass sie in bestimmter Richtung wandern. Wäre Ersteres der Fall, so könnten die Eizellen nicht so regelmässig von oben nach unten an Grösse abnehmen, wie es doch thatsächlich der Fall ist. Nur in den obersten Keimzonen findet

man Keimzellen sehr verschiedner Ausbildungsstufe beieinander (Taf. X, Fig. 7), tiefer unten sind die Grössendifferenzen zwischen den Eizellen eines Stammgliedes gering (Taf. X, Fig. 3) und noch weiter unten schwinden sie noch mehr. Dies wird nur durch die Annahme verständlich, dass die Eizellen der verschiednen Special-Keimzonen sich nicht, oder doch nur wenig miteinander vermischen. Ein jedes Gonangium hat seine bestimmte Keimstätte in dem Stammglied, dem es zugehört.

Dass aber die Eizellen nur in bestimmter Richtung wandern, geht einfach aus der allmälig nach oben fortschreitenden Entleerung der Stammglieder hervor: die Eizellen wandern hier, wie wahrscheinlich überall von unten nach oben, also distalwärts. Leider war mein Aufenthalt am Meer längst abgelaufen, als ich so weit gekommen war, und ich musste die weitere Frage in der Schwebe lassen, ob diese Richtung nach aufwärts nur im Grossen und Ganzen Gültigkeit hat, oder auch im Einzelnen, ob also einzelne rückläufige Bewegungen vorkommen oder nicht. An lebendem Material würde sich dies entscheiden lassen.

Die Marschroute der Eizellen geht aber nicht blos unbestimmt nach oben, sondern sie hat ein bestimmtes Ziel, das nächste Gonangium. Ob dasselbe etwa gelegentlich auch verfehlt wird und die Eizelle vorbei gleitet, um erst in das zweitobere Gonangium einzurücken, vermag ich an conservirtem Material ebenfalls nicht zu entscheiden, wohl aber glaube ich mit der Annahme nicht irre zu gehen, dass weite Wanderungen über mehrere Stammglieder weg — wenn sie überhaupt vorkommen — doch zu den Ausnahmen gehören.

Die Entwicklung der Gonangien beginnt mit dem Hervorknospen eines kleinen pelottenförmigen, von Perisarc überzogenen Blindsacks, der rasch in die Länge wächst und sich in einen vier- bis fünfringligen Stiel und eine Endkuppe gliedert (Taf. X, Fig. 1). In diesem Stadium beginnen die Eizellen einzurücken, die oft in ziemlicher Anzahl (40—50) um die Basis des Gonangiums herumliegen. Fig. 1 zeigt drei Eizellen, die grade im Begriff sind einzuwandern; bald rücken andre nach, das Gonangium wächst und es bildet sich eine blindsackartige Ausstülpung unter seiner dreilappigen Endkuppe: das erste Gonophor (Fig. 3, *Gph*). Gleichzeitig beginnt die Deckenplatte (*Dkp*) sich vom eigentlichen Blastostyl zu scheiden (Fig. 2). Die Einwanderung von Eizellen hält noch lange an und es ist bemerkenswerth, dass stets einige derselben bis in die Deckenplatte (*Dkp*) vordringen, aus welcher sie später wieder zurückrücken müssen, da die Gonophoren unterhalb derselben hervorwachsen.

In Fig. 3 ist das erste Gonophor grade angelegt (*Gph*), die Einzelheiten der Gonophorbildung lassen sich indessen besser an einem der späteren Gonophoren erkennen. Die jüngsten Gonophoren (Fig. 5) enthalten noch keine Eizellen, gewöhnlich aber liegen bereits einige um ihre Basis herum (*ov*), um demnächst in sie einzurücken.

Die Ausbildung der weiblichen Gonophoren zu vollständigen Medusoiden mit Ring- und Radiärgefässen, sowie mit kleinen Randtentakeln ist nicht leicht zu verfolgen. Gut gefärbte und günstig gelagerte Präparate ganz junger Gonophoren lassen indessen erkennen, dass auch hier ein Glockenkern die Entstehung der Meduse vermittelt (Fig. 5, *Glk*); die Bildung desselben geht dem Einrücken der Eizellen voraus und ist deshalb leicht zu übersehen. Sind die grossen Eizellen bereits eingetreten, dann drücken sie die Hüllen des Gonophors so sehr zusammen, dass es nur schwer gelingt, die Bildung der Entodermlamelle weiter zu verfolgen, zumal, wenn nun auch der Entodermschlauch des Gonophors sich anschickt zu einem mächtigen Spadix mit dreitheiliger Endfläche auszuwachsen. Die drei Eizellen, welche den normalen Inhalt eines Gonophors bilden — selten kommen vier oder fünf Eier vor — drücken die Endfläche des Spadix zu drei Nischen ein (Taf. X, Fig. 6). Dabei geht aber

eine bedeutungsvolle Lageänderung der Eizellen vor sich, die ich erst erkannte[1]), als sie mir aus theoretischen Gründen wahrscheinlich geworden war: die Eizellen brechen durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich in die Ektodermschicht, welche den Spadix überzieht, d. h. in das Ektoderm des Manubriums. Während sie bisher innerhalb der Stützlamelle lagen, liegen sie jetzt ausserhalb, ein Verhältniss, welches sich an Schnitten mit Sicherheit erkennen lässt.

Bei nahezu reifen Gonophoren hat es den Anschein, als lägen die drei Eier frei im Hohlraum der Glocke (Fig. 6 *Gph* 3) Stärkere Vergrösserung lässt ein feines Häutchen erkennen, das Ektoderm des Manubriums, welches sich über die Eier wegspannt und deutliche, in grossen Abständen von einander liegende, platte Kerne enthält (Fig. 4, *Gph* 4 *ect''*). Auch die Wand der Glocke lässt die drei, ihr zukommenden Gewebslagen deutlich erkennen, aussen und innen eine dünne Ektodermschicht, dazwischen die Entoderm-Lamelle. Das ganze Gonophor ist dann noch, solange es im Innern des Gonangiums bleibt von der gemeinsamen Hülle aller Gonophoren umgeben (Fig. 6, *Gph* 1, 2 u. 3). Erst ganz zuletzt, unmittelbar vor dem Austritt des Gonophors bilden sich die Tentakel aus. Zugleich erlangen die Eier ihre Reife, ihr Keimbläschen steigt an die Oberfläche, schwindet und geht — wie *R. S. Bergh*[2]) gezeigt hat — die Veränderungen ein, welche zur Bildung der Richtungsspindel führen, zur Ausstossung des Richtungskörperchens und zur Bildung des Eikerns.

Um diese Zeit tritt das Gonophor als „Meconidium" aus dem Gonangium hervor und sitzt der Deckenplatte desselben mit einem kurzen Stiel auf (Taf. X, Fig. 6, *Gph* 4). Nun erfolgt die Befruchtung, über die ich indessen direkte Beobachtungen nicht besitze und kurz vor oder nach derselben reisst die dünne Ektodermschicht des Manubriums und die Eier treten in die Glockenhöhle aus. Zugleich zieht sich der dreitheilige Spadix zurück, schrumpft ein ohne sich indessen aufzulösen, und wenn die Furchung der Eier vollendet ist, hat er sich vollständig in den Stiel des Meconidiums zurückgezogen, bedeckt von der Ektoderm-Schicht, welche früher als dünnes Häutchen die Eier umspannte, nun aber durch die starke Zusammenziehung auf einen engen Raum dicker erscheint.

Es ist vollkommen richtig, wenn *R. S. Bergh* angibt, dass die Eier von Gonothyraea zu keiner Zeit eine eigene Hüllmembran besitzen, sie bedürfen derselben auch nicht, da sie durch die Glocke des Meconidiums bereits geschützt sind.

Die Planula-Larven rotiren eine Zeit lang im Innern der Glocke umher. Zu dieser Zeit sind die Tentakel der Glocke, die unmittelbar vor der Befruchtung bis zu 0,3 Mm lang ausgestreckt waren, zu ganz kurzen dicken Zapfen von 0,04 Mm. Länge zusammengeschrumpft, ein Hinweis darauf, dass ihre physiologische Bedeutung — wenn sie überhaupt eine solche besitzen — mit dem Eintritt der Befruchtung zu Ende geht. Die rudimentäre Beschaffenheit der Tentakel bei den männlichen Meconidien macht es wahrscheinlich, dass sie ihre vollkommne und regelmässige Entwicklung bei den Weibchen einer Funktion verdanken, die sie hier übernommen haben. Da sie nun als Waffen nicht betrachtet werden können wegen Mangel an Nesselkapseln, da sie sich ferner erst kurz vor der Reife der Eier entfalten, um gleich nach der erfolgten Befruchtung einzuschrumpfen, so möchte ich hier, wie bei Eudendrium annehmen, dass sie die Aufgabe haben, den Samengehalt des umgebenden Wassers zu erkennen und zur Oeffnung des Glockenmundes den Anstoss zu geben.

---

1) Sie findet sich in meinen früheren Mittheilungen noch nicht erwähnt; zwar hatte ich auch damals schon bemerkt, dass zwischen Eizellen und Entoderm in grösseren Gonophoren eine hyaline Membran lag, allein ich hielt sie für eine Neubildung, da mir der Gedanke an eine Auswanderung der Eizellen ins Ektoderm noch fern lag.

2) „Morphol. Jahrbuch" Bd. V, 1879.

Das Ausschlüpfen der Planula-Larven aus dem Glockenmund ist schon von *Allman* beschrieben und abgebildet worden. Sobald dies geschehen ist, fällt die Glocke zusammen, wird runzlig und stirbt ab, um dem folgenden Gonophor Platz zu machen. Zuweilen erfolgt das Ausschlüpfen der Larven ehe noch das Manubrium sich vollständig in den Stiel des Meconidiums zurückgezogen hat. Dann sah ich die Glocke in äusserster Zusammenziehung bis zum Verschwinden eines innern Glockenraums das kleine Manubrium umschliessen, während in der Leibeshöhle desselben eine stürmische Circulation von Nahrungs-Körnchen und -Ballen stattfand. Da es sich hier nicht um Ernährungsvorgänge im eigentlichen Sinn handeln kann, — das Manubrium schrumpft ja zusammen — so rühren vielleicht diese Nahrungsballen vom Zerfall einzelner Entodermzellen her und die Circulation hat hier nicht die Bedeutung einer Zufuhr von Nahrung, sondern einer Abfuhr. Es wäre gewiss von Interesse, den Rückbildungsprocess hier näher zu verfolgen.

Die grösste Zahl von Gonophoren, welche ich gleichzeitig am Blastostyl sitzend fand, ist sechs; während aber die obern Gonophoren als Meconidien heraustreten, bilden sich unten am Blastostyl wieder neue, so dass zuweilen acht Gonophoren gleichzeitig zu beobachten sind, nämlich drei Meconidien und fünf noch im Innern des Gonangiums liegende Gonophoren. Längere Zeit hindurch findet immer noch ein Nachrücken von Eizellen aus dem Coenosarc der Umgebung in das Gonangium statt; man sieht oft eine ziemliche Zahl von Eizellen im untern Theil des Blastostyls liegen; allmälig aber werden sie verbraucht und da im Blastostyl keine Eizellen erzeugt werden, so hat dann die Produktion eihaltiger Gonophoren ihr Ende erreicht. In solchen erschöpften Gonangien durchzieht dann das Blastostyl als dünner, langer Strang das Gonangium von der Basis bis zur Spitze, zeigt ein enges Lumen und ein blasiges, grosszelliges Ektoderm. Meistens hört dann die Produktion von Gonophoren auf, wie das häufige Vorkommen leerer Gonangien beweist[1]), welche aussen drei oder vier gefüllte Meconidien tragen; nicht selten aber bemerkt man auch an solchen Blastostylen ohne Eizellen hier und da kleine Ausstülpungen des Entoderms, über welches sich das Ektoderm wie eine Blase herüberwölbt, offenbar vergebliche Versuche zur Gonophoren-Bildung (Taf. X, Fig. 8 *Gph*). Unter Umständen kommt es auch trotz des Mangels an Eizellen doch noch zur Bildung wirklicher, wenn auch steriler Gonophoren, wovon weiter unten die Rede sein soll.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

In meinen früheren Mittheilungen leitete ich die männlichen Geschlechtszellen von Gonothyraea aus dem Ektoderm des Gonophors her und zwar aus dem Glockenkern, wie denn *R. S. Bergh*[2]) schon vor mir sich ebenfalls dahin geäussert hatte, dass „die Zoospermien bei Gonothyraea Lovenii wie bei sämmtlichen bisher genauer untersuchten Hydroiden von dem interstitiellen Gewebe des Ektoderms herstammen". Auch noch die Zeichnungen, welche ich in vorliegendem Werke auf Taf. XI. Fig. 1—3 abgebildet habe, sind in der Meinung entworfen, dass die männlichen Keimzellen sich nicht nur im Glockenkern ausbilden, sondern dass sie dort entstehen. Obgleich nun diese Zeichnungen ganz richtig sind und nur in Fig. 1 u. 2 einen Auslassungsfehler enthalten, so ist doch die daraus gezogene

1) So fand ich an einem grossen weiblichen Stock im oberen Theil Massen junger Gonangien der verschiedensten Stadien, während im untern Theil über dreissig alte Gonangien sassen, jede mit drei bis vier Embryonen haltigen Meconidien, aber sterilem Blastostyl. In diesem Stock enthielt der ganze untere Theil nur noch eine einzige kleine Eizelle an der Basis eines alten Gonangiums, während der obere Theil und besonders die den Spitzen benachbarten Theile der Aeste voll von Eizellen lagen.

2) „Morpholog. Jahrbuch" Bd. V, 1879.

Anschauung unrichtig, die männlichen Keimzellen entstehen bei dieser Art nicht im Glockenkern, sondern sie wandern nur in sehr früher Zeit in ihn ein, entstehen aber im Coenosarc des Stockes und zwar im Entoderm.

Zu dieser Einsicht bin ich erst gelangt, als ich — mehrere Jahre nach meinen ersten Studien an Gonothyraea — die Schnittmethode auf sie anwandte. Es zeigte sich hier, dass das Entoderm der jüngsten Gonophoren-Knospen vor oder kurz nach der Bildung des Glockenkerns (Taf. XI, Fig. 1 u. 2) nicht einschichtig ist, wie es auf den optischen Schnitten den Anschein gehabt hatte, sondern geschichtet und dass die tiefere Zellenlage des Entoderms die primären Keimzellen sind. Taf. XXIV Fig. 9 stellt einen Längsschnitt durch ein junges Gonophor dar, das erste eines noch ganz kleinen Gonangiums. Es steht ungefähr auf dem Stadium von Taf. XI, Fig. 2, nur dass der Glockenkern (*Glk*) sich noch nicht so tief in das Entoderm eingesenkt hat, wie dort. Das Ektoderm hat sich abgesehen vom Glockenkern bereits eine Strecke weit in zwei Häute gespalten die gemeinsame Hülle der Gonophoren (*ekt'*) und die Ektodermschicht des betreffenden Gonophors (*ekt''*). Das Entoderm ist mehrfach geschichtet und seine tiefen Zellen unterscheiden sich von den Epithelzellen durch den kleinen homogenen, stark tingirbaren Kern und das grössere Kernkörperchen, dann aber auch durch die unregelmässige, in kurze Spitzen ausgezogene Gestalt. Ganz die gleichen Zellen findet man etwas später im Glockenkern und in dem aus seinem innern Blatt hervorgehenden Spermarium, nur dass sie dort dichter gedrängt liegen, während sie hier einzeln, oder in Gruppen beisammen zwischen und vielleicht auch in den Entodermzellen liegen; es lässt sich wenigstens die lockere Schichtung der Keimzellen im Entoderm — wie mir scheint — nur dadurch verstehen, dass man eine Wanderung quer durch die Entodermzellen hindurch voraussetzt. Eine solche enthält auch keine Unwahrscheinlichkeit, indem ja auch die Nesselzellen, wie *F. E. Schulze* gezeigt hat, die grossen Ektodermzellen durchbohren, um an die Oberfläche zu gelangen.

Es fragt sich nun einmal, aus welchen Elementen diese Keimzellen hervorgehen und weiter, wo, in welchen Theilen des Stockes sie sich differenziren.

Was die erste Frage betrifft, so sprechen die Bilder, welche Schnitte dünner Zweige liefern am meisten für eine Abstammung aus eingewanderten Ektodermzellen. Niemals findet man Keimzellen, welche die Leibeshöhle begrenzen, sondern da, wo sie entstehen, liegen sie immer unter den Epithelzellen, dicht auf der Stützlamelle, wie dies auf Taf. XXIV, Fig. 5 *A* von Opercularella dargestellt ist, der sich Gonothyraea in dieser Beziehung ganz gleich verhält. Dazu kommt noch, dass Zellen, deren Kerne den Kernen der Keimzellen sehr ähnlich sind, ja deren Zellkörper ihnen oft zum Verwechseln gleicht grade an den Keimstätten im Ektoderm und oft unmittelbar auf der Stützlamelle vorkommen (*u k z*). Zuweilen sah ich zehn und mehr dieser Zellen in dem an solchen Stellen vielfach geschichteten Ektoderm in einer Reihe nebeneinander auf der Stützlamelle liegen, während im Entoderm erst wenige vereinzelte Keimzellen zu sehen waren.

Was nun die Frage nach der Topographie der Keimzone betrifft, so findet man das Entoderm stets am reichlichsten mit Keimzellen erfüllt in der Basis der Geschlechts-Hydranthen und in dem Stück des Zweiges oder Astes, welches darauf folgt, also in den Theilen, die grade unter dem Astwinkel, der Knospungsstelle eines Gonangiums liegen. Hier befindet sich — grade wie beim weiblichen Geschlecht — die eigentliche Keimzone, hier ist auch stets das Ektoderm stark geschichtet und hier wird also vor Allem die supponirte Einwanderung von Ektodermzellen vor sich gehen. Die Keimzone erstreckt sich aber auch hier weiter abwärts durch das ganze Glied des Zweiges oder Astes hindurch bis zur nächstunteren Special-Keimzone, so dass also die Keimzonen ineinander fliessen, allein

die zwischenliegende Strecke enthält selbst weit oben im Stock nur zerstreute, meist einzeln liegende, selten geschichtete Keimzellen, wie Letzteres an den Hauptbildungsheerden die Regel ist.

Es verhält sich demnach ganz ähnlich wie bei den weiblichen Stöcken und wie bei diesen die Eizellen im Entoderm eines Stamm- oder Ast-Stückes verschwinden, wenn die Gonangien dieser Region die volle Reife erlangt haben und abzusterben anfangen, so verschwinden hier die männlichen Keimzellen. Die Gesammt-Keimzone eines Stockes d. h. die Keimzellen haltende Region des Coenosarcs verschiebt sich also auch hier im Laufe des Wachsthums von unten nach oben.

Dass die primären Spermatoblasten wie die Eizellen wandern, unterliegt keinem Zweifel, sie legen genau denselben Weg zurück wie diese, kriechen im Ganzen in der Richtung gegen die Spitze des Stockes, treten in das nächstliegende junge Gonangium, was sie dabei erreichen, wandern im Entoderm des Blastostyls aufwärts, um schliesslich in ein Gonophor einzutreten. Dort verhalten sie sich, wie bereits gesagt wurde, d. h. sie wandern nach der Ausbildung des Glockenkerns in diesen ein und zwar in das untere Blatt desselben, das Ektoderm des Manubriums. Ich bedaure, nur optische Schnitte der Stadien vor und nach der Auswanderung gegeben zu haben, an welchen eben grade die wandernden Keimzellen, weil nicht erkennbar, auch nicht eingezeichnet sind (Taf. XI, Fig. 3). Immerhin aber bieten sie eine Anschauung davon, wie der Glockenkern zuerst die Entodermkuppe niederdrückt, um dann, wenn die Entodermlamelle bereits eine grössere Ausdehnung gewonnen hat sich zum Spadix zu erheben. Nun erfolgt auch die Spaltung des Glockenkerns in die schon oft erwähnten zwei Blätter, deren äusseres zum Subumbrellar-Epithel wird, das innere zum Ektoderm des Manubriums mit dem Spermarium. Dieses hüllt den Spadix gleichmässig ein als ein immer dicker werdender Mantel von Spermatoblasten und ist selbst nur von dünner Epithelschicht aussen bedeckt, die man aber auch noch an reifen Gonophoren als sehr feine Haut ganz wohl erkennen kann. Der Bau der sog. „Meconidien" ist von *Allman* ausführlich und im Ganzen richtig geschildert worden. Nur in Bezug auf die Schichten, welche die Wand des Meconidiums bilden, reichte er mit seinem Schema von der Ektotheca (= gemeinsame Gonophoren-Hülle) Mesotheca (= Glockenwand) und Endotheca (= Ektoderm des Manubriums) nicht aus, es sind vielmehr alle Schichten der Glocke vorhanden, die bei einer ächten Meduse vorkommen; anders dagegen verhält es sich mit deren Ausbildung. Die Autoren lassen die Meconidien ohne Unterschied des Geschlechtes mit vier Radiärkanälen, einem Ringkanal und mit Randtentakeln versehen sein. Dies ist zwar für die Weibchen richtig, bei den Männchen aber kommen die Kanäle in der Regel nicht vor, und auch die Randtentakel sind weit schwächer und ungleicher entwickelt, als bei den Weibchen; selten finden sich mehr als vier, manchmal nur einer, ja selbst gar keiner. Dem gegenüber ist die regelmässige Ausbildung zahlreicher[2]), langer und contractiler Randtentakel bei den Weibchen auffallend und deutet auf eine Funktion hin (siehe oben p. 136), während es andrerseits vielleicht als Rückschlag auf die früher selbstständige Medusenform zu betrachten ist, wenn die weiter unten zu besprechenden sterilen männlichen Meconidien sechs bis acht wohl entwickelte Randtentakel aufweisen (Taf. XI, Fig. 4).

Die histologische Entwicklung des Samens wurde nicht näher erforscht; die reifen Samenfäden besitzen die für Hydroiden gewöhnliche Fadenform mit Kopfschwellung und sind von *R. S. Bergh* abgebildet worden[3]).

---

1) Die Radiärkanäle hat schon *Allman* bei den männlichen Meconidien vermisst, glaubte aber, er könnte sie übersehen haben (Tub. p. 56).

2) Ihre Zahl ist auch beim Weibchen nicht konstant; *Allman* zählte ihrer acht bis zwanzig.

3) Morph. Jahrbuch Bd. V, 1879, Taf. IV, Fig. 22.

Ehe ich diesen Abschnitt schliesse, muss ich noch die Darstellung erwähnen, welche *de Varenne* kürzlich von der Genese der Spermarien bei Gonothyraea gegeben hat. Mit Recht erklärt sich derselbe gegen *Bergh*'s und gegen meine frühere Ansicht, nach welcher dieselben aus Zellen des Glockenkerns entstehen sollten, und mit Recht stellt er die Behauptung auf, dass die männlichen Keimzellen im Entoderm des Coenosarcs entstehen, dennoch aber hat er die wirklichen Keimzellen des Coenosarcs gar nicht gesehen und seine „cellules mères primitives des spermatozoides", welche er als differenzirte Entodermzellen bezeichnet, haben Nichts mit der Bildung der Spermarien zu thun. Die grossen, kugligen Zellen, welche er auf Pl. XXXVI, Fig. 5 in die Conturen des Entoderms einzeichnet, halte ich noch am ersten für Eizellen, wie sie im Stamm und den Aesten mancher männlicher Kolonien ziemlich häufig vorkommen; zur Rechtfertigung dieser Behauptung kann der folgende Abschnitt dienen. Auch die Entwicklung der Spermarien — abgesehen von der Herkunft der Keimzellen — hat *de Varenne* verkannt; was er auf Pl. XXXVI, Fig. 8 als „masse testiculaire" (*m. t.*) bezeichnet, ist offenbar der ungenau gezeichnete Glockenkern, liegt somit nicht, wie vom Hoden behauptet wird, im Entoderm, sondern ausserhalb desselben und wird nur von der in der Zeichnung erkennbaren, dem Verfasser aber unbekannten Entodermlamelle umfasst. Die weiteren Ausführungen über eine Neubildung des Entoderms unter dem Spermarium u. s. w. glaube ich um so eher übergehen zu dürfen, als sie von dem Verfasser grade ebenso auch für die beiden andern Hydroiden-Arten behauptet werden, deren Hoden-Genese er darstellt, während bei diesen (Podocoryne und Campanularia flexuosa) leider schon die Behauptung einer entodermalen Keimstätte irrig ist, wie vielmehr diejenige einer entodermalen Lagerung der Spermarien selbst. Da nun der Verfasser selbst sagt, dass die Genese der männlichen Keimzellen bei Gonothyraea genau die gleiche sei wie bei Campanularia flexuosa, bei welcher sie in Wahrheit gar nicht im Entoderm entstehen, vielmehr im Ektoderm, so darf man wohl aussprechen, dass das Zutreffen seiner Behauptung bei Gonothyraea ein glücklicher Zufall sei, der mit Beobachtung Nichts zu thun habe.

IV. Zwittrige Stöcke.

Bei männlichen Kolonien kommt es zuweilen vor, dass hier und da Eizellen im Coenosarc liegen, dieselben können sogar in Stamm und Aesten ziemlich häufig sein und eine Grösse von 0,04 Mm. erreichen; sie wandern dann auch in die Gonophoren ein. Wiederholt fand ich an der Basis ganz junger männlicher Gonophoren eine bis drei Eizellen, niemals aber kamen mir ausgebildete zwittrige Gonophoren vor, ja nicht einmal Gonangien, die neben männlichen auch weibliche Gonophoren getragen hätten. Die Eizellen scheinen also in männlichen Gonangien stets zu unterliegen und nicht zur Entwicklung zu gelangen. Damit stimmt das Bild, welches mir zwei Schnitte durch ein junges, männliches Gonophor lieferten, in welches eine oder zwei solche Eizellen eingetreten waren. Diese Eizellen lagen nämlich nicht mehr im Entoderm, sondern in der Leibeshöhle und schienen in Auflösung begriffen zu sein.

Alle derartigen männlichen Stöcke mit Eizellen, welche mir vorgekommen sind, stammten aus ein und derselben Sendung, welche ich von Kiel her erhalten hatte, aber durchaus nicht alle männlichen Stöcke dieser Sendung enthielten Eizellen. Ich habe vergeblich alle meine Gonothyraea-Stöckchen aus dem Mittelmeer daraufhin gemustert, ich konnte bei keinem auch nur eine einzige Eizelle entdecken.

Die Kieler Gonothyraea waren zur Zeit der lebhaftesten, geschlechtlichen Fortpflanzung, Ende Mai gesammelt worden.

V. Sterile Gonangien und Stöcke.

An meinem aus Marseille stammenden Gonothyraea-Material kamen mir zum Oefteren Stöcke vor, welche in vielen oder in allen Gonangien nur Gonophoren ohne Gonaden hervorbrachten. Die Thatsache ist nicht uninteressant, weil sie zeigt, dass die Hervorbringung von Gonangien und Gonophoren unabhängig ist von der Anwesenheit von Keimzellen im Coenosarc, wie denn auch umgekehrt die Keimzellen sich im Coenosarc lange vor der Zeit differenziren, in welcher die Gonangien-Bildung beginnt, wie oben dargelegt wurde. Beide Erscheinungen, die Keimzellen-Bildung und die Gonangien-Bildung gehen aus dem gemeinsamen Boden der Entwicklungsgesetze des Stockes hervor, folgen sich normalerweise in bestimmten Zeitabschnitten und Orts-Unterschieden, sind aber nicht voneinander abhängig.

Das Vorkommen steriler Gonangien ist mir schon lange bekannt, findet sich auch in meiner ersten Mittheilung schon erwähnt, war mir aber in theoretischer Beziehung solange unverständlich, bis ich zu der Einsicht gekommen war, dass auch beim männlichen Geschlecht die Keimzellen im Coenosarc entstehen. So hatte ich im Manuskript zu vorliegendem Werk lange Zeit in dem Abschnitt über sterile Gonangien folgenden Satz stehen: „Merkwürdigerweise kommen diese sterilen Gonangien nicht nur beim weiblichen Geschlecht, sondern auch beim männlichen vor. Man sollte erwarten, dass männliche Gonangien, wenn sie überhaupt Gonophoren hervorbringen, stets fruchtbare hervorbrächten, da sie ja ihre Geschlechtszellen nicht von aussen beziehen, wie die weiblichen, sondern sie selbst erzeugen“ u. s. w. Die Thatsache steriler männlicher Stöcke erklärt sich jetzt bis zu einem gewissen Punkt auf dieselbe Weise wie die der sterilen weiblichen Stöcke: aus dem Fehlen der Keimzellen im Coenosarc. Ob man noch weiter gehen und auch dieses Fehlen erklären kann, muss die genauere Darlegung der Verhältnisse lehren.

Man findet öfters männliche Stöcke, welche scheinbar ganz normal sind, eine grosse Zahl von Gonangien tragen, bei welchen diese Gonangien auch mit vier bis sieben Gonophoren besetzt sind, allein der Spermarien durchaus entbehren. Die Entwicklung der Gonophoren zu vollständigen Meconidien mit Glocke, Gefässen, Manubrium, ja sogar mit ungewöhnlich wohl entwickelten Tentakeln nimmt trotzdem oft ihren ganz normalen Verlauf (Taf. XI, Fig. 4). Während aber bei gewöhnlichen Gonophoren der Glockenraum ganz durch das dick angeschwollene Manubrium ausgefüllt wird, bleibt dieser Theil des Medusoids hier ganz klein (*Man*), weil es eben keine Spur eines Spermariums enthält. Solche sterile Meconidien rücken dann aus dem Gonangium hervor, ganz wie die normalen (Fig. 4, *Mec I* u. *II*), oft sitzen ihrer mehrere nebeneinander auf der Deckenplatte des Gonangiums.

Nicht in allen Gonangien eines solchen Stockes aber werden solche völlig ausgebildete Medusoide erzeugt, in manchen oder vielen ist vielmehr auch die Gonophoren-Bildung eine abnorme. In manchen kommt es zwar noch zur Bildung einzelner ganz kleiner und verkümmerter Meconidien (Taf. X, Fig. 8, *Mec*), deren Tentakel ganz fehlen, ja deren Manubrium auf ein Minimum reducirt sein kann, viele Gonophoren aber schwingen sich nicht einmal bis zu dieser Höhe empor, sie bestehen einfach nur aus einem doppelwandigen Blindsack, ganz so, wie dies oben von erschöpften weiblichen Gonangien angegeben wurde, eingeschlossen in der weit abstehenden, gemeinsamen Gonophoren-Hülle (Taf. X, Fig. 8, *gph, gph*). Zuweilen bildet sich sogar die Wucherung des Entoderms nicht einmal mehr zu einem wirklichen Blindsack aus, sondern bleibt solid.

Da ich diese Beobachtungen zu einer Zeit gemacht habe, als ich die Schnittmethode auf Gono-

thyraea noch nicht angewandt hatte und mir die Genese der männlichen Keimzellen im Coenosarc noch unbekannt war, so kann ich mich nicht auf direkte Beobachtung, sondern nur auf die Analogie mit den Verhältnissen bei weiblichen Stöcken stützen, wenn ich als sicher annehme, dass in solchen Stöcken die coenosarcalen Keimzellen entweder ganz oder auf gewissen Strecken fehlten.

Bei weiblichen Stöcken lässt sich dies leicht an jedem gut gefärbten Präparat feststellen, auch ohne es in Schnitte zu zerlegen. Die Erscheinung der Sterilität äussert sich hier grade ebenso wie bei den männlichen Stöcken. Oft ist die Erscheinung auf einen Theil des Stockes beschränkt, wenn auch gewöhnlich auf den grössten. So fand ich an einem Stöckchen an dem einen Hauptast eine Anzahl junger Gonangien von ganz normaler Beschaffenheit, mit eihaltigen Gonophoren, zahlreichen Eizellen im Blastostyl und im Coenosarc. Die andern Aeste aber trugen zum Theil auch junge Gonangien, welche aber höchstens noch zwei eihaltige Gonophoren aufwiesen, aber weder Eizellen im Blastostyl noch im Coenosarc. Einige der Hauptäste dieses Stockes sassen voll von erschöpften Gonangien, die etwa auf der Spitze noch einige Meconidien mit Embryonen trugen, im Innern aber ein völlig leeres Blastostyl enthielten. An diesen Aesten war keine Eizelle von unten bis zur Spitze hin zu finden, während der zuerst erwähnte, fruchtbare Gonangien tragende Ast voll von Eizellen lag. Dies beweist, dass die Sterilität hier nicht etwa die normale war, wie sie nach Ablauf der Thätigkeit der Gonangien immer eintritt, zuerst unten, dann immer höher oben im Stock; denn dieses normale Ende der geschlechtlichen Fortpflanzung betrifft alle Aeste des Stockes gleichmässig, nicht blos einen Theil derselben. Beim normalen Ende der Fortpflanzung entstehen auch keine neuen Gonangien mehr.

Das Geschlecht eines sterilen Stockes kann natürlich nur dann bestimmt werden, wenn noch ein normales Gonophor daran ist oder wenn noch Geschlechtszellen irgendwo im Coenosarc enthalten sind; andernfalls bleibt es zweifelhaft.

Fragt man nun, woher der Mangel an Keimzellen in einem Stock herrühren möge, so liegt es nahe, ungenügende Ernährung als Ursache zu vermuthen. In der That zeigen sich sterile Stöcke auch stets mehr oder weniger heruntergekommen, besonders fiel mir auf, dass sie meist ausnehmend wenige lebende Hydranthen besitzen. Auch fand ich wiederholt in einzelnen der Hauptäste kein Coenosarc-Rohr mehr, was aber nicht verhinderte, dass höher oben im Stock die Weichtheile wieder begannen und zwar mit einem unten geschlossenen, wohl abgerundeten Stumpf. An diesem, vom übrigen Stock völlig isolirten Coenosarc-Rohr sassen dann noch einige ganz lebensfrische und knospende Hydranthen — ein neuer Stock auf dem alten. Es scheint, dass herabgekommene Stöcke sich durch spontane Theilung innerhalb des Perisarc-Rohrs von ihrer Erschöpfung wieder erholen können, indem das abgetrennte Stück neue Hydranthen erzeugt, deren Nahrungserwerb nun blos dem abgetrennten Stück zu gute kommt und sich nicht wie früher auf den ganzen Stock vertheilt. So erkläre ich mir das einmal sicher beobachtete Vorkommen zahlreicher normaler junger Gonangien an einem in dieser Weise losgetrennten Ast eines männlichen Stockes, der sonst nur sterile Gonophoren in seinen Gonangien enthielt, d. h. Gonophoren, die sich bis zu Meconidien entwickelten, aber ohne Spermarien zu bilden.

Dass bereits vorhandne Keimzellen des Coenosarcs sich bei ungenügender Ernährung des Stockes auflösen, ist nach den Erfahrungen, welche ich früher an gewissen Crustaceen[1]) gemacht habe, wohl sehr wahrscheinlich. Bei Sida crystallina und andern Daphniden macht sich der Einfluss des Hungerns zuerst an den Eierstöcken geltend; die Eizellen derselben lösen sich allmälig auf, während

1) „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden“ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII p. 154 u. f. (1877).

das Thier zunächst ganz lebensfrisch dabei bleibt und also — wenn man will — auf Kosten seines Ovariums weiter lebt. Ob nun bei der Sterilität der Hydroiden nicht vielleicht noch andre Momente mit im Spiel sind, wäre erst durch ausgedehntere Untersuchungen zu entscheiden. Für mich selbst stellte sich der genaueren Erforschung dieser Verhältnisse das alte Hinderniss entgegen, welches dem binnenländischen Zoologen so oft eine unliebsame Schranke setzt: die Entfernung vom Meer! An conservirtem Material allein, besonders wenn dasselbe spärlich ist, lassen sich solche Fragen nicht entscheiden. Ich möchte übrigens doch nicht unterlassen auf einen anatomischen Unterschied aufmerksam zu machen, der — soweit mein Material reichte — stets die sterilen von den normalen Stöcken unterschied. Ueberall nämlich fand ich das Ektoderm des Coenosarcs bei den sterilen Stöcken auffallend dick und von kompaktem Aussehen, aus zahlreichen Schichten kleiner und grösserer Zellen zusammengesetzt. Nach meiner Ansicht — die erst im allgemeinen Theil ihre volle Begründung erhalten kann — sind beiderlei Keimzellen von Ektodermzellen herzuleiten, welche ins Entoderm durchbrechen, um sich dort zu Keimzellen zu differenziren. Sollte der ungewöhnliche Zellenreichthum des Ektoderms bei sterilen Stöcken darauf beruhen, dass jene „Ur-Keimzellen“ im Ektoderm verharren, anstatt ins Entoderm auszuwandern?

20. Campanularia flexuosa, *Hincks*.

I. Allgemeines.

Diese grosse Campanularie ist wie in England, so auch an der atlantischen Küste Frankreichs sehr häufig. Ich fand sie bei le Croisic an überwölbten Stellen des Molo in kleinen Wäldern beisammen und zwar an Stellen, die während der Ebbe mehrere Stunden lang trocken lagen [1]). Die Büsche hängen dann mit zusammengelegten Zweigen wie Stalaktiten tropfend von der Decke des Gewölbes herab und das durch Capillar-Attraktion zurückgehaltene Wasser läuft so langsam aus dem dichten Gewirr ihrer Zweige ab, dass sie nie ganz austrocknen bis zur Rückkehr der Fluth.

Ihrer Grösse und Häufigkeit halber habe ich diese Art als Repräsentant der Campanularien mit ganz einfachen Gonophoren gewählt, die — scheinbar wenigstens — gar keinen Anklang an Medusenbau mehr aufweisen. Sie ist schon öfters untersucht worden; *Allman* hat den gröberen Bau der Gonangien beschrieben und abgebildet [2]), *Fraipont* [3]) die histologischen Verhältnisse und die Beziehungen der Geschlechtszellen zu den Keimblättern einer sehr genauen Untersuchung unterworfen, und zuletzt hat *de Varenne* [4]) versucht, die Entstehung von beiderlei Geschlechtszellen auf das Entoderm des Coenosarc zurückzuführen.

Ueber den Bau des Stöckchens kann ich mich kurz fassen, da die Art der Verzweigung, die Gestalt und Stellung der Gonangien in der Hauptsache mit Gonothyraea übereinstimmt. Die Gonangien entspringen auch hier nur scheinbar in den „Achseln" der Seitenzweige, in Wahrheit aber von der Basis des Stieles eines kleinen, einzeln stehenden Hydranthen. Die sehr zahlreichen Gonophoren sitzen rund herum am Blastostyl, von oben nach unten hervorsprossend.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die Genese der Eizellen ist genau dieselbe wie bei Gonothyraea. Wie *Fraipont* bereits angegeben hat, kommen Eizellen nicht blos im Blastostyl vor, sondern auch in den Zweigen und zwar immer nur im Entoderm. Dass sie überhaupt dort und nicht in den Gonophoren entstehen, musste

---

1) Diese Beobachtung findet sich auch schon bei *Hincks* „Brit. Hydr. Zooph." p. 169, wo es heisst: „It (Camp. flex.) forms also a dense undergrowth on the surface of the larger rocks, beneath the pendent weed, where it is left flattened down and half dried on the recession of the sea. A beautiful sight it is to see the prostrate forests revive, and waving to and fro with the flux and reflux of the incoming tide."

2) „Tubul. Hydroids" p. 48.

3) „Archiv. Zool. expér. et génér. Tom. VIII, p. 435 (1879—80).

4) „Polyp. Hydraires" ebendaselbst Tom. X, p. 11 u. p. 57.

schon fast als gewiss gelten, nachdem die Existenz einer coenosarcalen Genese überhaupt und speciell bei der nahe verwandten Gonothyraea festgestellt war und die Untersuchungen von *de Varenne* bestätigten diesen Schluss.

Die Keimstätte der Eizellen liegt im Entoderm des Stammes und der Aeste, ganz so, wie ich es früher schon und jetzt wieder bei Gonothyraea beschrieben habe: „Sie liegt in der Nähe der Spitze der Zweige und verschiebt sich mit dem Wachsthum nach oben, so dass also die jüngsten Eizellen immer im obersten Theil des Stockes sich befinden, die reiferen in tiefer gelegenen, während die ältesten Theile des Stockes von Eizellen frei sind oder höchstens hier und da eine grosse Eizelle noch enthalten.

Es fragt sich nun vor Allem, ob die Eizellen nicht nur im Entoderm, sondern auch aus Entoderm-Elementen entstehen. *Fraipont* sowohl als *de Varenne* nehmen es so an und glauben die Uebergänge zwischen gewöhnlichen Entodermzellen und jungen Eizellen gesehen zu haben [1]). In der That erhält man oft genug Bilder, die eine solche Auffassung zu stützen scheinen, ich kann sie aber hier so wenig als bei Gonothyraea theilen, jedenfalls nicht im entferntesten für erwiesen halten. Vor Allem ist es auch hier wieder die Lage der Geschlechtszellen, welche die Annahme einer direkten Umwandlung von Geisselzellen des Entoderms in Geschlechtszellen verbietet, denn die Letzteren liegen stets unter den Geisselzellen und begrenzen zu keiner Zeit ihrer Existenz die Leibeshöhle. Davon kann man sich auf Längsschnitten dünner Zweige auf das Bestimmteste überzeugen. Dies ist von *Fraipont* nicht bemerkt worden [2]), da er nur mit optischen Schnitten arbeitete, überdies auch keinen Grund hatte, an der entodermalen Abkunft der Eizellen zu zweifeln, insofern zur Zeit seiner Publikation die Thatsache noch nicht bekannt war, dass Eizellen, geschweige denn dass gewöhnliche Ektodermzellen die Stützlamelle durchbohren können.

Soviel steht fest, dass die Eizellen nicht aus bereits differenzirten geisseltragenden Entodermzellen hervorgehen, sie entstehen vielmehr aus kleinen Zellen, welche auf der Stützlamelle liegen, eingekeilt zwischen den Epithelzellen, genau so wie bei Gonothyraea und bei der weiter unten zu besprechenden Opercularella. Wie bei diesen Arten ist auch hier ein entscheidender Beweis dafür nicht zu führen, ob diese Keimzellen etwa Theilungsprodukte von Entodermzellen sind oder aber eingewanderte Ektodermzellen. Der letzteren Annahme steht jedenfalls insofern kein Hinderniss entgegen, als es auch hier an Zellen, welche den jüngsten Keimzellen auffallend ähnlich sehen, in dem vielfach geschichteten Ektoderm nicht fehlt.

Die im Coenosarc entstandenen Eizellen wandern im Entoderm auf der Stützlamelle gleitend in die jungen Gonangien und treten je eine allein in eine Gonophor-Knospe ein. Es ist richtig, wenn *Fraipont* sie hier schon von einer aus mehreren kleinen Zellen bestehenden Entodermlage bedeckt sein lässt, obgleich dies nicht immer schon der Fall ist, sondern grosse Eizellen oft nur von sehr dünnen Fortsätzen der benachbarten Entodermzellen gegen die Leibeshöhle hin bedeckt werden [3]). Erst wenn

---

1) *de Varenne* beschreibt sogar den Beginn dieser Umwandlung: „Le premier degré de la différenciation de ces cellules (cellules ordinaires de l'entoderme) est une augmentation dans leur volume; en même temps la cellule perd son flagellum“ etc. a. a. O. p. 14.

2) Auch *de Varenne* lässt die Eizellen an der Begrenzung der Leibeshöhle Theil nehmen, solange sie noch in dem Stamm und den Zweigen liegen: „Chaque oeuf est en rapport d'un côté par sa face externe avec la lamelle intermediaire, de l'autre par sa face interne avec la cavité digestive de la colonie qu'il contribue à délimiter. Dans le pédicule du gonangium il en est encore de même et la cellule-oeuf contribue encore à la délimitation de la cavité gastrovasculaire.“ a. a. O. p. 17.

3) Vergleiche Taf. X, Fig. 5, *ov*, wo dasselbe Verhältniss von Gonothyraea dargestellt ist.

die Eizelle in ein Gonophor eingetreten ist, wird sie immer und ausnahmslos durch das Entoderm in seiner ganzen Dicke von der Leibeshöhle geschieden. *Fraipont* sagt von dem jungen Gonophor: „a l'intérieur d'un de ces gonophores on trouve une petite cavité: la cavité du cul-de-sac du blastostyle limitée par une rangée de cellules endodermiques. A la face externe de cette couche est accolé un jeune oeuf." Soweit ist die Schilderung ganz zutreffend, wenn aber der Verfasser fortfährt „la lamelle intermédiaire passe au dessus de cet oeuf", so kann ich ihm hier nicht mehr beistimmen, denn ich glaube, dass die Eizelle hier wie bei Gonothyraea und Opercularella ausserhalb der Stützlamelle liegt, d. h. im Ektoderm, dass sie also unmittelbar nach ihrer Einwanderung ins Gonophor die Stützlamelle durchbricht und sich in diejenige Ektodermschicht einlagert, welche dem Ektoderm des Manubriums homolog ist.

Ich war lange Zeit mit *Fraipont* der Ansicht, dass die Gonophoren von Campanularia flexuosa keine Spur medusoiden Baues an sich trügen; feine Schnitte haben mich aber belehrt, dass bei den weiblichen Gonophoren eine Entodermlamelle vorhanden ist, welche in jüngeren Gonophoren meist ganz deutlich hervortritt (Taf. XXIV, Fig. 7, *entl*), sogar am distalen Pol des Gonophors sich erheblich verdickt und dicht gestellte Kerne aufweist. Nun würde freilich eine die Eizelle umfassende dünne Entodermschicht einfach dahin ausgelegt werden können, dass das Ei eben im Entoderm läge; aber doch nur dann, wenn man die vergleichende Methode ganz ausser Acht lässt. Bei Gonothyraea haben die Eizellen des Gonophors genau dieselbe Lage und hier sind sie von einer förmlichen Medusenglocke umgeben. Bei Campanularia fehlen zwei Schichten, welche bei der vollständigen Meduse vorhanden sind, nämlich die beiden Schichten des Glockenkerns, die beide zwischen Entodermlamelle und Ei gelegen sein sollten. Wenn man sich aber erinnert, wie ungemein schwer, ja fast unmöglich es ist, bei manchen medusoiden Gonophoren diese Schichten nachzuweisen, sobald das Gonophor herangewachsen ist, z. B. bei Hydractinia, wo sie in der Jugend sicher nachweisbar sind, so wird man hier ihr scheinbares Fehlen nicht für entscheidend halten können. Uebrigens wird die Eizelle noch von einer sehr dünnen Membran direkt umhüllt, an welcher ich niemals Kerne erkennen konnte und welche ich deshalb zuerst für eine Dotterhaut hielt. Sie ist indessen schon vorhanden lange vor dem Schwund des Keimbläschens oder der Reife des Eies, während Dotterhäute erst zur Zeit der Eireife sich zu bilden pflegen; auch ist thatsächlich an Eiern, die sich in Embryonalentwicklung befinden, keine Dotterhaut vorhanden. Ich bin deshalb geneigt, dieses Häutchen für den letzten Rest des ganz reducirten Glockenkerns zu halten, vielleicht für das innere Blatt desselben, welches die Eizelle selbst von allen Seiten einhüllt. Jedenfalls ist die Eizelle vom Entodermschlauch stets durch eine dünne Stützlamelle getrennt.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Auch hierüber haben sich die beiden genannten Autoren schon geäussert, *Fraipont* nur kurz, *de Varenne* ausführlich. Ersterer lässt die männlichen Keimzellen im Ektoderm des Gonophors entstehen, Letzterer im Entoderm des Stammes und der Aeste, nach Ersterem wäre die Art in Bezug auf das männliche Geschlecht blastogon, nach Letzterem coenogon, nach Ersterem die Keimstätte ektodermal, nach Letzterem entodermal.

de Varenne sagt darüber[1]): „Pour nous les cellules mères des spermatozoides ne naissent pas dans le gonangium. Dans une colonie mâle, on trouve dans l'entoderme de la tige, avant l'apparition

1) „Polypes hydraires" p. 58.

de tout gonophore de grosses cellules plus claires et plus brillantes qui contribuent à délimiter la cavité gastro-vasculaire de la colonie; ces cellules sont rondes et possèdent un gros noyau réfringent avec nucléole. Elles nous rappellent absolument comme situation dans l'entoderme de la colonie et comme aspect générale les ovules dont nous avons parlé plus haut; ce sont les cellules mères primaires des spermatozoides." Diese Mutterzellen sollen dann später in die Gonangien einrücken, wo man sie zuerst im „pédicule du Gonangium" findet und später im jungen Gonophor.

Ehe noch *de Varenne*'s Arbeit erschienen war, hatte ich ebenfalls Campanularia flexuosa untersucht und glaubte die Keimstätte der männlichen Keimzellen, wie *Fraipont* im Ektoderm des jungen Gonophors gefunden zu haben, also in einer Schicht, welche dem Glockenkern medusoider Gonophoren-Anlagen entsprechen würde. Als ich aber später die Entdeckung machte, dass bei Gonothyraea die männlichen Keimzellen nicht, wie ich angenommen hatte, im Glockenkern entstehen, sondern im Entoderm des Coenosarc und von dort in das Blastostyl, von diesem aber in den Glockenkern des Gonophors einwandern, regten sich mir Zweifel an der Richtigkeit meiner Ansicht bei Campanularia. Der Gedanke lag nahe, dass es sich hier ebenso verhalten werde wie bei Gonothyraea, und ich nahm deshalb die Untersuchung noch einmal auf und zwar an Schnitten. Es musste mir in Bezug auf allgemeine Fragen von grossem Interesse sein, bestimmt zu wissen, ob bei den Campanulariden eine Entstehung der Keimzellen im Ektoderm vorkommt oder nicht.

Diese Nachuntersuchungen haben nun mit aller Evidenz ergeben, dass dies hier wirklich der Fall ist. Die männlichen Keimzellen von Campanularia flexuosa entstehen im Ektoderm des Blastostyls und der letzten Zweige, von welchen die Gonangien hervorwachsen. Dort differenziren sie sich aus jungen Ektodermzellen. Die Keimstätte ist demnach hier nicht blos das Gonophor oder gar nur der Glockenkern, sondern diejenigen Theile des Stockes, von welchen die Gonophoren und ihre Träger hervorwachsen. Ein eigentlicher Glockenkern wird überhaupt nicht gebildet, wenn ich auch allerdings auf zwei Schnitten einen kleinen Ballen von Ektodermzellen gerade in der Spitze des jungen Gonophors fand, ungefähr so, wie dies von Gonothyraea auf Taf. XI, Fig. 2, *Glk* dargestellt ist, aber mit noch geringerer Eindrückung der Entodermkuppe. Auch in diesen Fällen waren indessen die Keimzellen nicht auf diesen Glockenkern-artigen Theil beschränkt, sondern erfüllten in grösserer Zahl auch das Ektoderm der Seitenwände der Knospe.

Wenn man nun auch nach dem Gesagten entschieden von einer coenosarcalen Entstehung der Keimzellen hier reden kann, so ist doch die Keimstätte eine weit beschränktere als bei den weiblichen Stöcken, denn sie erstreckt sich nicht weiter abwärts im Stock als bis in den Endzweig, von welchem das betreffende Gonangium entspringt, wenigstens suchte ich schon in den grösseren Zweigen vergeblich nach Keimzellen und ebenso in den Aesten und dem Stamm. Daran ist vollends gar nicht zu denken, dass die Keimzellen sich etwa im Entoderm der Aeste differenzirten und dann später in den Endzweigen ins Ektoderm auswanderten. Das Entoderm ist bei männlichen Stöcken überall einschichtig und besteht aus den gewöhnlichen Geisselzellen, ohne jede Einschaltung von tiefen Zellen, wie sie bei weiblichen Stöcken einen charakteristischen Bestandtheil des Entoderms bilden und zur Differenzirung der Eizellen führen.

Das Ektoderm grösserer Zweige zeigt zwar mehrfache Schichtung, allein es enthält keine Keimzellen, sondern nur die verschiedenen Arten von Zellen, wie sie das Ektoderm der Campanulariden zusammensetzen und schon bei Gonothyraea beschrieben wurden.

Die eigentlichen Ektodermzellen aber unterscheiden sich von den Keimzellen durch meist viel

kleinere Kerne, polygonale Gestalt und wässrigen, plasmaarmen Zelleninhalt. Obgleich absolute Unterschiede zwischen beiden Zellenarten sich kaum aufstellen lassen, so ist doch das Aussehen der Keimzellen, wie sie im Ektoderm des Blastostyls und in ganz jungen Gonophoren liegen, ein recht charakteristisches. Es sind kleine Zellen mit relativ grossem hellem und gut tingirbarem Kern und leuchtendem Nucleolus (Taf. XXIV, Fig. 1, *B*). Der Zellkörper ist homogen, stark tingirbar und oft spindelförmig gestreckt oder zwar rundlich, aber mit einer oder einigen kurz ausgezogenen Spitzen. Offenbar bewegen sich diese Keimzellen vom Fleck, wie man denn besonders in Flächenansichten oft ganzen Trupps von ihnen begegnet, deren parallel gerichtete, spindelförmige Gestalt auf lebhaftes Kriechen schliessen lässt. Dafür spricht auch der Umstand, dass sie sich im Stiel des Gonangiums und in dem Zweig darunter hauptsächlich in der Tiefe des Ektoderms, auf der Stützlamelle halten oder in deren Nähe (Taf. XXIV, Fig. 1, *kz*); oft macht es übrigens auch hier ganz den Eindruck, als ob sie nicht nur zwischen, sondern auch mitten durch die andern Zellen des Ektoderms wanderten. Ihre Kerne sind oval und die Grösse derselben stimmt genau mit der der Entoderm-Kerne, obgleich hier von einem genetischen Zusammenhang beider Kernarten nicht die Rede sein kann. Ich erwähne diese zufällige Uebereinstimmung auch nur deshalb, weil dieser Fall recht geeignet ist, uns vorsichtig in Schlüssen zu machen, wenn wir z. B. bei der Genese der Eizellen geneigt wären, aus der Lage der jungen Keimzellen im Entoderm und der Aehnlichkeit ihrer Kerne mit Entoderm-Kernen ohne Weiteres auf entodermale Abstammung zu schliessen. So gut hier bei den Männchen die kleinkernigen Ektodermzellen sich zu Keimzellen mit grösseren Kernen heranbilden können, werden auch solche Ektodermzellen, welche ins Entoderm ausgewandert sind, sich zu Keimzellen differenziren können, deren Kerne denen der Entodermzellen aufs Haar gleichen.

Die oben erwähnte, glockenkernartige Zellanhäufung in der Spitze des jungen Gonophors ist eine ganz ephemere und für die weitere Entwicklung des Gonophors bedeutungslose Erscheinung, ja ich glaube sogar, dass sie nicht regelmässig auftritt; wenigstens suchte ich sie oft vergeblich. Die männlichen Gonophoren besitzen keine Spur einer Entodermlamelle, die ja auch bei der Anfüllung des Ektoderms mit Keimzellen, wie sie in der jüngsten Anlage schon vorhanden ist, sich auch gar nicht bilden könnte. So besitzt also dieser Rest des Glockenkerns nur historische Bedeutung, als rudimentäres Organ.

An Gonangien, welche schon ihre volle Grösse erreicht haben und keine neuen Gonophoren mehr hervorbringen, fehlen die Keimzellen im Ektoderm des Blastostyls vollständig.

Die weitere Entwicklung der Gonophoren ist ziemlich einfach. Unter starker Vermehrung der Keimzellen bildet sich ein kompakter Hoden von hufeisenförmiger Gestalt (auf dem Längsschnitt) und die eigentlichen Ektodermzellen sondern sich von ihm und spalten sich in zwei Lagen, deren innere die Hülle des betreffenden Gonophors, die äussere die gemeinsame Hülle sämmtlicher Gonophoren des Gonangiums darstellt. Taf. XXIV, Fig. 1 zeigt ein junges Gonangium mit zwei Gonophoren im Längsschnitt; bei dem unteren ist die Scheidung von Hoden und Ektodermhülle noch nicht eingetreten, wohl aber bei dem oberen; bei beiden kann die ektodermale Lage der Spermarien keinem Zweifel unterliegen, die Stützlamelle zieht sich unter ihnen her, genau so wie bei den verwandten Arten mit entodermaler Keimstätte wie Gonothyraea und Opercularella.

Bei Schnitten älterer Spermarien fällt eine radiäre, ziemlich regelmässige Streifung auf; die Spermatoblasten, welche aus der fortgesetzten Theilung der primären Keimzellen hervorgehen, ordnen sich hier, etwa wie bei Corydendrium zu pyramidalen Gruppen, welche mit ihrer Spitze der Stützlamelle aufstehen, mit ihrer Basis nach aussen gerichtet sind. Feine blasse Fortsätze strahlen radiär

von der Stützlamelle aus zwischen diese Pyramiden hinein. Die Kerne der Pyramide liegen jedoch nicht wie bei Corydendrium in einem gemeinsamen Plasma-Körper, sondern lassen auf jedem Stadium ganz deutlich einen kleinen, polygonalen Zellkörper um sich erkennen, der nun nicht mehr, wie bei den primären Keimzellen stark tingirbar ist, sondern klar und blass, meist ganz ungefärbt. Wenn diese Spermatoblasten sich durch fortgesetzte Theilung bis auf ein Minimum verkleinert haben, wachsen sie zu Samenfäden aus. *De Varenne* beschreibt ihre histologische Entwicklung und beobachtete schon in früheren Stadien lebhafte amöboide Bewegungen an ihnen, nachdem sie aus dem durch Druck gesprengten Spermarium in die „umgebende Flüssigkeit" ausgetreten waren (a. a. O. p. 69).

Wie es möglich war, dass der genannte Schriftsteller zu so gänzlich irrigen Ansichten über die Genese der Keimzellen gekommen ist, kann ich nicht sagen. Seine „cellules mères" des Coenosarc, deren Eizellen-artiges Aussehen er selbst hervorhebt, lassen sich in seiner Abbildung (Pl. XXXVI, Fig. 1 u. 2) von wirklichen Eizellen, wie er sie auf Pl. XXXIII, Fig. 1 von derselben Art abbildet nicht unterscheiden; vielleicht kommen hier wie bei Gonothyraea gelegentlich Eizellen in männlichen Stöcken vor.

21. Opercularella lacerata, *Johnston.*

I. Allgemeines.

Diese von *Johnston* als Campanularia lacerata zuerst beschriebene Form gehört zu den Campanularien mit verschliessbarer Hydrotheka; die kurzen Zähne des Kelchrandes, wie sie z. B. bei Gonothyraea vorkommen, sind hier sehr lang, federn gegen die Axe zu und passen so genau aneinander, dass sie sich zu einem völlig geschlossenen kegelförmigen Deckel zusammenlegen, sobald der Polyp sich zurückzieht. Dies verhält sich ganz ebenso bei der von *van Beneden* aufgestellten Gattung Campanulina und da Opercularella auch in allen übrigen Punkten, mit Ausnahme der Gonophoren mit Campanulina übereinstimmt, so würde man sie ohne alle Frage zu dieser gestellt haben, wenn sie nicht sessile Gonophoren hervorbrächte, Campanulina aber Medusen. In der That sagt *Hincks* [1]) selbst, seine Opercularella sei „identical with Campanulina, so far as the trophosome is concerned". Die nahe Verwandtschaft und der genetische Zusammenhang beider Formen zeigt sich aber auch interessanter Weise am Gonosom; während nämlich die übrigen Gattungen der Campanulariden, wie Obelia, Clytia, Gonothyraea, Campanularia — mögen sie nun Gonophoren oder Medusen erzeugen — stets mehrere, oft viele Gonophoren in jedem Gonangium hervorbringen, entsteht in den Gonangien von Campanulina stets nur eine Meduse und in den Gonangien von Opercularella, weiblichen und männlichen stets nur ein Sporophor. Es würde deshalb vom grössten Interesse gewesen sein, beide Formen auf die Genese der Sexualzellen zu untersuchen, leider schlugen aber alle meine Bemühungen, mir Campanulina-Stöckchen zu verschaffen, fehl, und von der nahestehenden Medusen erzeugenden Gattung Leptoscyphus, Allman erhielt ich nur Stöckchen ohne Medusenknospen.

Opercularella dagegen stand mir in wohlkonservirten, prächtigen Exemplaren zu Gebote, die ich der Güte der Herren *Möbius* und *Blanc* verdanke; sie stammen aus der Kieler Bucht. Die männlichen Stöcke befinden sich alle in voller Fortpflanzung und sind mit Hunderten von Gonangien auf allen Entwicklungsstadien bedeckt, die weiblichen — überhaupt spärlicher in meinem Vorrath vertreten — tragen zum Theil noch keine Gonangien, zum Theil zeigen sie deren einige wenige.

II. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Die reifen männlichen Gonangien sind sehr lang, fast cylindrisch und sitzen auf kurzem, geringelten Stiel der Basis eines Hydranthenstiels oder auch eines Ast- oder Stammgliedes auf. Wenn sie auch im Allgemeinen nach dem Alter geordnet auftreten und gegen die Spitze des Stocks immer

1) „British Zoophytes" p. 194.

jünger werden, so ist diese Ordnung hier doch nicht so streng eingehalten, wie bei Campanularia und andern Gattungen. Es sprossen vielmehr immer noch nachträglich an den tieferen Theilen des Stokkes junge Gonangien hervor, nicht selten zwei auf einmal dicht nebeneinander. Die Zahl der Gonangien wird dadurch eine überaus grosse.

Auf den ersten Blick ist dies Verhalten schwer zu erkennen, besonders grössere Gonangien haben ein etwas ungewöhnliches Aussehen, welches davon herrührt, dass der Spadix des Gonophors sich gabelt. Die Gabeläste verlaufen auch nicht ganz grade, sondern machen oft mehrmals ein Knie, so dass der optische Querschnitt des Spadix an mehreren Stellen erscheint und ein verwirrendes Bild hervorruft. Diese bei Campanularia sonst nicht vorkommende Einrichtung hängt offenbar auch mit der Einzahl der Gonophoren zusammen, denn das einzige Spermarium wächst zu so bedeutender Grösse heran, dass ein einfacher Spadix für dessen Ernährung nicht mehr ausreichen würde. Die ererbte Einrichtung der Einzahl der Gonophoren wurde also bei dieser Gattung einerseits durch massenhafte Produktion von Gonangien, andrerseits durch möglichste Vergrösserung des einzelnen Spermariums compensirt.

Dass die Gonangien wirklich diesen Namen verdienen und nicht etwa blos Gonophoren mit Chitinkapseln sind, wie sie ausnahmsweise bei Planularia echinulata, normalerweise bei Sertularella vorkommen, erkennt man am besten an jungen Gonangien, solange sie noch birnförmige Gestalt besitzen. Man sieht dann deutlich das röhrenförmige Blastostyl, welches sich an der breiten Endfläche zur Deckenplatte ausdehnt und in dessen Längsmitte das jetzt noch beinahe kuglige, sackförmige Gonophor entspringt (Taf. XXIV, Fig. 4). Der Spadix derselben ist jetzt schon häufig gegabelt und wächst dann später mit dem Gonophor selbst und dem ganzen Gonangium bedeutend in die Länge. Das Gonophor legt sich der Deckenplatte dicht an und drückt sie sowie den zu ihr hinführenden Theil des Blastostyls im Laufe des weiteren Wachsthums immer mehr zusammen, so dass ihre Höhlung obliterirt und der ungemein grosse Hoden das ganze Gonangium ausfüllt. Ich habe nie gesehen, dass dem ersten Gonophor noch ein zweites gefolgt wäre, dagegen öfters ganz leere Gonotheken; das Gonangium scheint also nur ein Mal zu functioniren.

Die Hüllen des Gonophors sind von Anfang an sehr dünn und verdünnen sich während des Wachsthums immer mehr. Das Spermarium liegt im Ektoderm und ist von dem Spadix durch die Stützlamelle geschieden, nach aussen ist es von einer sehr dünnen Ektodermlage umhüllt und von der Ektodermschicht des Gonangiums — oder wie sie bei andern Gonangien heisst — von der gemeinsamen Gonophoren-Hülle. Zuweilen glaubte ich auf Schnitten eine sehr feine Entodermlamelle zu erkennen zwischen Ektodermhülle und Spermarium selbst und auch ihren Ursprung vom Entodermschlauch am Grunde des Spadix trat auf einem Schnitt scharf hervor. Ein solcher Rest medusoiden Baues kann bei der nahen Verwandtschaft mit medusentragenden Arten auch nicht überraschen.

Die Keimstätte der männlichen Geschlechtszellen liegt im Entoderm und zwar theils in dem untern Theil der kurzen Hydranthenstiele, von welchen die Gonangien entspringen, theils in dem Ast oder Stamm, dem der Hydranth aufsitzt. Bei Stöcken, die in voller Fortpflanzung begriffen sind, findet man Aeste und Stamm auf weite Strecken hin mit Keimzellen erfüllt und zwar liegen dieselben stets im Entoderm, direkt auf der Stützlamelle und stets unter dem entodermalen Epithel (Taf. XXIV, Fig. 5). Es sind kleine Zellen mit homogenem, stark tingirbarem Körper und relativ grossem dunklen Kern mit glänzendem Kernkörperchen. Ihre Kerne unterscheiden sich von den Kernen der Epithelzellen nicht durch Grösse, sondern nur durch die kräftigeren Conturen und die dunklere Färbung. Ihre Gestalt ist bald rundlich, bald in kleine, spitze Fortsätze ausgezogen, so als

ob sie zwischen den Epithelzellen hinkröchen, besonders auffallend ist diese Amöbenform bei den Keimzellen ganz junger Gonangien, wovon sogleich Näheres.

Fragt man, woher stammen diese Zellen, so ist es auch hier wieder recht schwer, darauf mit aller Bestimmtheit zu antworten. Der Umstand, dass sie immer in der Tiefe des Entoderms liegen, leitet auf die Vermuthung einer Einwanderung aus dem Ektoderm und man findet in der That im Ektoderm Zellen mit genau denselben Kernen, auch liegen sie oft direkt aussen auf der Stützlamelle. Auf der andern Seite ist aber die Aehnlichkeit der Kerne der Keimzellen und der Entodermzellen eine grosse. Die Keimzellen vermehren sich im Entoderm der Zweige schon durch Theilung und liegen dann an vielen Stellen zu zweien oder selbst dreien übereinander. Hier schon bewegen sie sich und kriechen in den Zweigen aufwärts, um in ein junges Gonangium zu gelangen.

Die jüngsten Gonangien sind kleine, cylindrische Zapfen, aus 3—4 Ringeln bestehend. Das distale Endstück schwillt bald kolbig an und nun beginnt die Einwanderung von Keimzellen vom Hydranthenstiel her, von dem das Gonangium entspringt; einige wenige Keimzellen zeigen sich im Stiel und in einem etwas älteren Stadium, in dem das Gonangium Birnform angenommen hat, findet man schon eine grössere Zahl von Keimzellen in der Seitenwand des Entodermschlauchs, während die Entoderm-Kuppe frei bleibt (Taf. XXIV, Fig. 2). Sie ist jetzt schon aus grossen, wässrigen Entodermzellen gebildet, wie sie auch später noch in der Deckenplatte enthalten sind.

Die Zahl der Keimzellen nimmt nun rasch zu, indem immer neue Schaaren derselben vom Stiel her in das Gonangium einwandern und sehr bald schwillt die Seitenwand des Entodermschlauchs bedeutend an und das Lumen verengt sich. Nun erfolgt die Bildung des Gonophors, als blindsackartige Ausstülpung des Blastostyls unterhalb der jetzt sich bildenden Deckenplatte und nun brechen die Keimzellen sammt und sonders durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich ins Ektoderm. Sie umgeben massenweise zusammengehäuft als Spermarium den Spadix, nach aussen nur noch von dünner Hülle umgeben. Dieselbe ist wohl nicht rein ektodermaler Natur, sondern enthält eine sehr feine Entodermlamelle, wie ich daraus schliesse, dass das Entoderm sich an der Ausstülpungsstelle des Gonophors in einen kleinen Zipfel auszieht (Taf. XXIV, Fig. 3); bestimmt nachweisbar ist sie mir indessen zu keiner Zeit gewesen. Sollte in den jüngsten Gonophoren ein Glockenkern sich bilden, so würde dies für meine Auslegung sprechen und weiter dafür, dass die Auswanderung der Keimzellen nicht blos schlechtweg ins Ektoderm des Gonophors gerichtet ist, sondern in denjenigen Theil desselben, der dem Glockenkern entspricht. Dass diese Auswanderung nicht etwa blos eine virtuelle ist, und in einer Abkapselung des Hodens gegen das Entoderm besteht, zeigt Fig. 3, auf welcher mehrere Keimzellen als Nachzügler noch im Entoderm des Blastostyls oder Spadix liegen, während die Hauptmasse derselben bereits die Stützlamelle (*st*) durchsetzt und das Spermarium gebildet hat. In diesem liegen die Keimzellen zwischen den Ektodermzellen und scheinen auch jetzt noch sich lebhaft zu bewegen, wie ihre häufig amöboide Gestalt andeutet (Fig. 5, *C*).

Ueber die Lagerung des Spermariums ausserhalb der Stützlamelle im Ektoderm kann kein Zweifel sein und auch wohl darüber nicht, dass diese Ektodermschicht dem Ektoderm eines Medusen-Manubrium entspricht. Die Keimzellen differenziren sich also im Entoderm des Coenosarc, wandern innerhalb des Entoderms in das junge Gonophor ein und brechen erst während der Gonophoren-Bildung ins Ektoderm durch.

III. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die grossen, kegelförmigen weiblichen Gonangien bringen, wie die männlichen nur ein einziges Gonophor hervor. Dasselbe ist sackförmig mit kurzem, engem Stiel und weitem Lumen des Spadix, auf dessen Aussenfläche (im Ektoderm) die Eizellen liegen, 8—12 gewöhnlich an der Zahl. Es ist schon von den früheren Beobachtern gesehen worden, dass die Eier, wenn sie die Reife erlangt haben, in einen dicken, gelatinösen Sack austreten, der sich dann auf der Spitze des Gonangiums befindet. Der Sack ist eine Ausscheidung des Gonophors und zwar von dessen Ektoderm, das ganze Gonophor tritt über die Deckenplatte des Gonangiums hervor und umgibt sich mit jenem dicken, gelatinösen, oberflächlich im Wasser erhärtenden Sekret. Dasselbe dringt übrigens nicht zwischen die Eier hinein, sondern lässt eine centrale Höhle frei. Das Gonophor sitzt in diesem Stadium als eine kleine, aber sonst ganz intakte Blase im Stiel dieser Eikapsel, und zieht sich wahrscheinlich später ganz ins Gonangium zurück, um dort einer totalen Involution zu verfallen. Ein zweites Gonophor bildet sich nicht; eine Zeit lang findet man noch das Blastostyl als dünnen, zellenarmen Strang die leere Gonotheka durchziehen, dann verschwindet auch dieser und das Gonangium ist abgestorben.

Die Eizellen entstehen wie die männlichen Keimzellen im Entoderm des Coenosarc und zwar an denselben Stellen, in den oberen Zweigen und Aesten, sowie in den eigentlichen Hydranthenstielen, die bei Opercularella ungemein kurz sind. In letzteren mag wohl der eigentliche, ursprüngliche Sitz der Keimstätte sein, wenigstens findet man hier immer die jüngsten Eizellen und zwar zuweilen bis zum Hals hinauf. Aber auch abwärts von der Wurzel des Hydranthenstiels kommen die jüngsten Zustände von Keimzellen häufig genug vor, und manchmal liegen solche Stamm- und Zweigstücke ganz voll mit Eizellen verschiednen Alters.

Die Frage nach deren Herkunft stösst hier auf dieselben Schwierigkeiten wie bei allen Campanulariden mit entodermaler Keimstätte. Man kann nicht beweisen, dass sie aus Epithelzellen des Entoderms entstehen und Manches spricht sogar entschieden gegen eine solche Annahme; man kann aber auch einen förmlichen Beweis nicht dafür vorbringen, dass sie aus Ektodermzellen sich differenziren, welche ins Entoderm eingewandert sind, so wahrscheinlich auch diese Annahme durch gewisse, gleich näher zu bezeichnende Verhältnisse wird.

Für die Entstehung aus Entodermzellen spricht eigentlich nur die Lage im Entoderm, ein Argument, das freilich wenig Bedeutung mehr hat, seitdem wir wissen, dass gewöhnliche Entodermzellen die Stützlamelle durchsetzen können. Denkt man sich die Stützlamelle als nicht vorhanden, so würde man vermuthlich eher auf den Gedanken kommen, die Keimzellen von Ektoderm- als von Entodermzellen abzuleiten. Die Aehnlichkeit zwischen beiden ist grösser, als die zwischen den grossen, wässrigen, geisseltragenden Entodermzellen und den jüngsten Keimzellen. Die Kerne der Entodermzellen haben zwar dieselbe Grösse, Gestalt und oft auch dieselbe scharfe, dunkle Conturirung, wie die Kerne der Keimzellen sie besitzen, allein in dem mehrfach geschichteten Ektoderm kommen neben sehr kleinen Kernen auch grössere vor und diese gleichen oft ganz genau den Kernen jüngster Keimzellen. Was mir am meisten gegen entodermale Abstammung zu sprechen scheint, das ist auch hier der Umstand, dass schon die jüngsten Keimzellen, ehe sie noch zu wirklichen Eizellen differenzirt sind, stets in der Tiefe des Entoderms liegen, hingestreckt auf der Stützmembran, ganz so, als

hätten sie sich eben durch diese hindurchgearbeitet und breiteten sich nun unter den Entodermzellen aus, da wo sie am wenigsten Widerstand finden (Taf. XXIV, Fig. 6).

Die Eizellen bilden sich theilweise schon, ehe noch das erste Gonangium am Stock entstanden ist, denn auch hier beginnt die Produktion von Gonangien erst, nachdem das Stöckchen schon eine Grösse erreicht hat, welche nicht allzusehr hinter der Durchschnittsgrösse ausgewachsener, oder doch in voller Fortpflanzung begriffener Stöckchen zurücksteht; dann treten dieselben in rascher Folge von unten nach oben auf, wenn auch mit weniger Regelmässigkeit als bei Gonothyraea und Campanularia.

22. Die Gattung Obelia, *Péron & Lesueur.*

Bei der Gattung Obelia, Péron und Lesueur entspringen die Gonangien wie bei Gonothyraea und Campanularia flexuosa scheinbar in den Astwinkeln, in Wahrheit aber von der Basis eines vereinzelten, nicht zum Zweig auswachsenden Hydranthen, der häufig, aber nicht immer dicht neben einer Astwurzel steht. In den Gonangien knospen die Medusen vom Blastostyl in Menge und rund herum hervor, von oben nach unten vorschreitend.

Bei der nahen Verwandtschaft mit Campanularia und Gonothyraea, bei welchen beiden männliche und weibliche Keimzellen im Coenosarc des Stockes ihren Ursprung nehmen, sei es im Entoderm oder im Ektoderm, hätte man ein ähnliches Verhalten auch hier erwarten können, allein dem ist nicht so. Ich habe viele Stöckchen von Obelia dichotoma, Linné auf Keimzellen durchmustert, aber niemals auch nur eine einzige gefunden; beiderlei Geschlechtszellen entstehen erst in der Meduse und zwar häufig erst nach der Loslösung derselben vom Stock.

So verhielt es sich wenigstens bei den von mir auf Schnitten untersuchten Stöckchen; soviel ich auch suchte, ich konnte bei keiner der in Längs- und Querschnitten sich darbietenden Medusen Gonaden-Anlagen mit Sicherheit nachweisen. Ich hebe dies deshalb hervor, weil nach *Häckel* grade Obelia dichotoma häufig Gonaden-Anlagen schon bei der Loslösung besitzt, wenn auch nach demselben Autor in andern Fällen „keine Spur von ihnen zu finden ist“ [1]).

Die als Eucopiden beschriebenen, von *Häckel* als Obelia bezeichneten Medusen bilden sich unter Vermittlung eines Glockenkerns und besitzen bei ihrer Loslösung vom Stock vier Radiärkanäle, sechzehn lange spitze Randtentakel und acht Gehörsbläschen, sowie ein trompetenförmiges Manubrium ohne Mundarme. Die Geschlechtsorgane liegen bei den Eucopiden, wie wir durch *Gegenbaur* zuerst erfahren haben, an den Radiärkanälen und zwar an ihrer subumbrellaren Seite. Bei Obelia springen sie dort als kleine, sackförmige Wülste in den Glockenraum vor. Ob sich die Geschlechtszellen im Entoderm oder Ektoderm bilden, lässt sich direkt nur durch Untersuchung älterer Medusen entscheiden. Leider habe ich versäumt, mir Eucopiden-Material zu conserviren, so dass ich keine eignen Erfahrungen darüber besitze. Auf einem Schnitte einer zur Lösung reifen Meduse erkennt man allerdings grade an der Stelle, an welcher später die Gonaden erscheinen, eine kleine lokale Wucherung des Subumbrellar-Epithels, die kaum anders, denn als Gonaden-Anlage gedeutet werden kann, ob diese sich aber zum Spermarium oder Ovarium entwickelt haben würde, kann ich freilich nicht sagen.

Mit diesem Befund stimmen die Angaben der Brüder *Hertwig*, welche allerdings grade die Obe-

1) „System der Medusen“ p. 173.

lia-Medusen nicht auf wirklichen Schnitten untersucht haben, sondern nur auf dem optischen Schnitt feststellen konnten, „dass die Geschlechtsprodukte nach dem Lumen des Radialkanals zu von einer Schicht platter, flimmernder Entodermzellen überzogen werden“ [1]). Dies wäre nun allerdings nicht entscheidend, wenn man aber die von denselben Autoren für die verwandte Aequorea erhaltenen, sichern Resultate herbeiziehen darf, dann bleibt kaum ein Zweifel, dass auch bei Obelia beiderlei Geschlechtszellen aus einer lokalen Wucherung des Subumbrellar-Epithels hervorgehen.

Dem stehen allerdings die Angaben von *Böhm* [2]) entgegen, der zu sehen glaubte, dass nur die männlichen Keimzellen von Obelia aus dem Subumbrellar-Epithel hervorgehen, die weiblichen aber aus Entodermzellen der Radiärkanäle; *Böhm*'s Abhandlung steht aber noch ganz unter dem Einfluss der Idee *van Beneden*'s von dem geschlechtlichen Gegensatz der Keimblätter, und auch abgesehen davon beruhen seine Resultate auf optischen Schnitten, die für derartige feine Unterschiede unzulänglich sind. Uebrigens würde die Lage der Ovarien im Entoderm der Radiärkanäle noch keineswegs ihre entodermale Abstammung beweisen, da sie sich aus eingewanderten Ektodermzellen differenzirt haben können. Jedenfalls enthält die Darstellung *Böhm*'s in dieser Beziehung Irrthümer. Er beschreibt, wie einzelne der Entodermzellen der Radiärkanäle sich zu Eizellen umwandeln, ihre Geissel einziehen und nun wie eine Epithelzelle die Leibeshöhle begrenzen — allein so oft auch schon Derartiges behauptet worden ist, hat es sich doch noch niemals bestätigt bei allen Hydroiden-Arten mit entodermaler Keimstätte wenigstens, die ich selbst genauer zu untersuchen Gelegenheit hatte, begrenzen die Eizellen zu keiner Zeit ihrer Bildung direkt die Leibeshöhle, sie entstehen immer aus Zellen, die von Anfang an unter den Epithelzellen liegen und begünstigen dadurch die Vermuthung, dass sie von aussen eingewandert sind.

Nur Beobachtungen an Medusen mit reifenden Ovarien können entscheiden, ob *Hertwig* mit der Behauptung einer ektodermalen Keimstätte der Eizellen im Recht ist oder *Böhm* mit der einer entodermalen; aber auch in letzterem Falle ist die Abstammung der Eizellen vom Subumbrellar-Epithel nicht ausgeschlossen, und es wird sich später zeigen, dass sie aus allgemeineren Gründen sogar eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Soviel geht jedenfalls aus meinen Untersuchungen hervor, dass Obelia zu den blastogenen Hydroiden zählt, deren Geschlechtszellen nicht im Coenosarc, sondern erst in der Meduse oder Medusenknospe sich differenziren.

Nachtrag zu Obelia.

Seit Obiges niedergeschrieben wurde ist die schon öfters erwähnte Abhandlung von *de Varenne* erschienen, in welcher auch die Eibildung von Obelia beschrieben wird [3]). Sie soll sich genau ebenso vollziehen wie bei den andern fünf Arten, die der Verfasser untersucht hat, nämlich durch Differenzirung coenosarcaler Entodermzellen [4]).

---

1) Organismus der Medusen, p. 26.

2) „Helgolander Medusen“ Jen. Zeitschr. Bd. XII, p. 68 1878.

3) „Polypes hydraires“ p. 49.

4) Nach *de Varenne* zeigt die Keimzellenbildung der Hydroiden eine auffallende Einförmigkeit. Bei Obelia heisst es gradezu: „ce que j'avais trouvé dans la Podocoryne, je l'ai revu dans l'espèce qui nous occupe maintenant à tous les points de vue: je ne m'étendrai donc pas longuement sur les détails, puisque sur la plupart des points je pourrais péréter exactement ce que j'ai déja dit.“

Der Verfasser wendet sich gegen meine schon früher ausgesprochene Ansicht[1]) von der blastogonen Entstehung der Keimzellen bei Obelia; er glaubt Eizellen, wenn auch „weniger entwickelte“ im Coenosarc des Stammes gesehen zu haben und lässt sie von dort aus in die Gonangien und Gonophoren einrücken, ganz wie bei Gonothyraea[2]). Die beigegebenen Figuren zeigen indessen auch hier wieder nur die als Eizellen gedeuteten Gebilde, nicht aber die übrigen Zellen des Entoderms oder auch nur deren Kerne.

Obgleich mir diese Angaben nur ungenügend begründet schienen, so hielt ich es doch durchaus nicht für unmöglich, dass Obelia, wenn nicht in allen, so doch in einzelnen Arten coenogon sei, und ich nahm mir die Mühe, noch weitere sechs Obelia-Kolonien mittelst der Schnittmethode daraufhin zu untersuchen. Darunter befand sich auch ein Stöckchen von Obelia geniculata, dieselbe Art, welche *de Varenne* untersucht hat. Allein alle Mühe war vergebens, ich fand nirgends im Coenosarc Eizellen oder irgend welche Zellen, die man für Keimzellen, männliche oder weibliche, hätte halten können. Auch die Medusenknospen, die ich in den schönsten Schnitten aller Stadien vor mir hatte, enthielten nirgends Eizellen oder auch nur irgend etwas dem Aehnliches. Grössere, stärker tingirbare Zellen, wie ich sie bei Corydendrium, Eudendrium und vielen andern Tubulariden erwähnt und provisorisch als „Plasma-Zellen“ bezeichnet habe, kommen im Entoderm der Zweige hier und da vor. Diese begrenzen auch die Leibeshöhle, wie *de Varenne* von den „Eizellen“ auch hier wieder angibt und zeigen schon allein dadurch, dass sie mit Geschlechtszellen Nichts zu thun haben.

Ich muss deshalb auch jetzt noch bei der Meinung bleiben, dass die Geschlechtszellen bei Obelia dichotoma und geniculata erst in der Meduse entstehen, bei den von mir untersuchten Stöckchen sogar erst in der vom Stock gelösten Meduse. Das Letztere will ich aber keineswegs für alle Arten oder auch nur für alle Kolonien der genannten Arten behaupten. Die oben erwähnte Beobachtung von *Haeckel* zeigt, dass die Reifung der Gonaden grossen Schwankungen unterliegt, und es versteht sich von selbst, dass bei jungen Medusen, welche bei der Loslösung schon Gonaden besitzen, dieselben sich schon in der Knospe angelegt haben müssen. Dass dies aber vorkommt, unterliegt keinem Zweifel. Schon *P. J. van Beneden* bildet eine zur Lösung reife Meduse von Obelia gelatinosa, Pallas ab, welche wohl entwickelte Ovarien besitzt[3]).

1) „Zool. Anzeiger“ 1880, p. 370.
2) „Polypes hydraires“ p. 49 u. f. n. Pl. XXXV.
3) „Faune litt. de Belgique“, Bruxelles 1866, Pl. XIV, Fig. 11—13.

23. Die Gattung Clytia, *Lamouroux.*

Die Gattung Clytia erzeugt bekanntlich Medusen und zwar, wie *Gegenbaur* zuerst nachgewiesen hat, Formen, die zu seiner Familie der Eucopiden zählen. Sie besitzen bei der Loslösung acht Otocysten und vier Randtentakel, deren Zahl sich aber später auf acht vermehren kann. Je nachdem vier Tentakel persistiren oder deren acht auftreten rechnet sie *Haeckel* seiner Gattung Eucopium oder der *Gegenbaur*'schen Gattung Eucope (sensu strict.) zu. In der übrigen Organisation stehen übrigens diese Medusen der mit zahlreichen Randtentakeln versehenen Gattung Obelia Haeckel sehr nahe, besitzen vor Allem, wie diese, vier in den Verlauf der Radiärkanäle eingeschaltete, säckchenförmige Gonaden.

Obgleich eine grössere Zahl von hierher gehörigen Medusen beschrieben ist, so ist doch von den dazu gehörigen Polypenformen aus den europäischen Meeren bisher nur eine Art genauer bekannt geworden, Clytia Johnstoni, Alder. *Haeckel* erwähnt allerdings noch eine Clytia eucopophora aus dem Meerbusen von Ajaccio, deren Meduse sein Eucopium primordiale ist, eine Diagnose dieser Polypenform ist mir indessen nicht bekannt. Im Meerbusen von Neapel kommt eine bisher unbeachtete Art von Clytia vor, die ich provisorisch als Clytia laevis bezeichnen will, weil ihre Gonangien der starken Ringelung entbehren, welche bei C. Johnstoni so scharf ausgeprägt ist. Allein dieses Merkmal ganz glatter Gonotheken würde zur Unterscheidung von C. Johnstoni ausreichen, die Kolonien sind aber ausserdem feiner und zarter als diese Art. Ich fand sie nicht selten auf den Stacheln von Gonocidaris papillata, welche sie mit kriechenden Wurzelröhren umspinnt. Von diesen entspringen dann einzelne, langgestielte Hydranthen und Gonangien, von deren Blastostyl zwei bis drei Medusen hervorknospen. Bei C. Johnstoni ist die Zahl der Medusenknospen weit grösser und kann bis zu zwölf anwachsen, dafür wird aber hier die einzelne Meduse grösser, besitzt eine hohe und schmale Glocke, solange sie im Gonangium eingeschlossen ist und ein nur kurzes Manubrium. Bei beiden Arten wird der Glockenmund von vier enormen Wülsten der Tentakelbasen umgeben, zwischen denen die Anlagen der Gehörbläschen zu erkennen sind.

Die Bildung der Meduse erfolgt unter Vermittlung eines Glockenkerns, ganz so, wie es oben von mehreren Tubulariden beschrieben wurde.

Beide Clytia-Arten sind blastogon; ich habe auf zahlreichen Schnitten mehrerer Kolonien vergeblich nach Geschlechtszellen im Coenosarc des Stockes gesucht. Weder in der kriechenden Hydrorhiza noch in den Hydrocopen oder Gonocopen war irgend Etwas davon zu sehen, und es würde nicht möglich sein, sie zu übersehen, falls sie vorhanden wären. Man könnte nun freilich einwerfen, dass mir der Zufall blos männliche Kolonien in die Hand gespielt haben könne, und in der

That wäre es ja denkbar, dass nur die weiblichen Keimzellen im Coenosarc entstünden, die männlichen aber in der Meduse, allein dann würden die Spermarien wenigstens schon früh in der Medusenknospe angelegt werden, weil sonst die Ungleichheit in der Reifungszeit der beiderlei Geschlechtsprodukte eine sehr bedeutende sein würde. Aber auch in der Medusenknospe entwickeln sich die Gonaden noch nicht; auf einer grossen Reihe der besten Schnitte von solchen Knospen war durchaus Nichts aufzufinden, was irgendwie als Keimzellen hätte gedeutet werden können, und doch waren darunter Knospen, die offenbar nahe vor der Loslösung standen, da sie schon Randtentakel und Velum besassen.

Die Gonaden von Clytia Johnstoni und laevis entwickeln sich also erst nach der Loslösung. Damit stimmt auch die Bemerkung von *Böhm* [1]), nach welcher den jüngsten, im Meer gefischten Medusen von Clytia Johnstoni „die Genitalien noch vollkommen fehlten". Für die Spermarien wird man schon im Voraus die Stelle des Subumbrellar-Epithels als Keimstätte bezeichnen dürfen, an welcher später die Spermarien liegen, für die Ovarien ist Untersuchung reifender Medusen nöthig, um zu entscheiden, ob auch ihre Keimstätte im Ektoderm dieser Stelle liegt oder ob sie sich im Entoderm der Radiärkanäle differenziren.

1) „Jen. Zeitschr." Bd. XII (1878) p. 171.

24. Halecium tenellum, *var. meditteranea.*

Aus dem Mittelmeer war bisher nur H. halecinum L. bekannt als Vertreterin dieser die Campanulariden mit den Sertulariden verbindenden Gattung; *Heller* [1]) gibt sie für Venedig und Lesina an.

An den felsigen Stellen der neapolitanischen Küste kommt nicht selten eine andere, wahrscheinlich noch unbeschriebene Halecium-Art vor und auf diese beziehen sich die nachfolgenden Angaben über die Entstehung der Geschlechtszellen. In geringer Tiefe sitzt sie theils direkt dem Felsen auf, theils überzieht sie Eudendrium-Stöcke oder andere grössere Hydroiden mit ihrem kriechenden Wurzelgeflecht und überwuchert sie oft so dicht, dass viele Zweige absterben. Die Art steht dem H. tenellum, Hincks am nächsten, doch ist sie grösser und bildet oft ein ganzes Gewirr von feinen Aestchen, deren einzelne etwa 1—1,5 Cent. lang sind und von den Stolonen unregelmässig entspringen. Die Stämme sind einfach, nicht wie bei andern Halecium-Arten zusammengesetzt und die kurzen, oft nur einen Hydranthen tragenden Seitenäste entspringen von ihnen ziemlich regelmässig alternirend nach rechts und links. Im November und December fand ich die meisten Stöckchen in voller geschlechtlicher Fortpflanzung. Die Gonangien sind in beiden Geschlechtern glatt und birnförmig und sitzen mit kurzem Stiel einzeln oder zuweilen auch zu zweien auf dem Basalstück („the short lateral process of the stem" *Hincks*) der Seitenäste.

Diese sind zuerst noch ungegliedert, gliedern sich aber mit dem Auswachsen sehr bald und bestehen dann aus drei bis sechs Stücken von verschiedner und unregelmässiger Länge, deren jedes an seinem distalen Ende zierlich nach aussen umgebogen ist. Oft folgen sie dicht aufeinander, vergleichbar einem Satz Teller oder der Strobila einer Aurelia. Jeder Teller entspricht einem Polypenkelch, einer „Hydrotheca", allein ich glaube, dass *Hincks* irrt, wenn er in dem aufeinander geschichteten Satz von Hydrothecen die Zahl von Polypen registrirt sieht, welche nacheinander hervorgeknospt und abgestorben sind. Ich habe wenigstens niemals bei irgend einer Hydroiden-Art beobachtet, dass an der Stelle eines abgestorbenen Hydranthen ein neues Köpfchen hervorgewachsen sei, vielmehr geschieht dies wohl immer nur weiter unten von der Knospungszone des Hydranthenstiels aus (Tubularia, Eudendrium). Ich deute die Gliederung des Halecium-Aestchens als „Anwachs-Streifen", dadurch entstanden, dass der Hydranth sich bei weiterem Wachsthum seines Stiels aus dem bisher functionirenden Kelch emporhebt, um nach einiger Zeit einen neuen Kelch zu bilden (Taf. XI, Fig. 6). Aehnliche Anwachsstreifen kommen bei einer Lafoeide (Salacia abietina, Sars) vor, nur dass dort bei der einfachen Röhrenform der Kelche die nach aussen umgebogenen Ränder fehlen.

Die Gonangien des neapolitanischen Halecium enthalten nur je ein Gonophor, welches ganz unten am Blastostyl mit kurzem Stiel entspringt. Das Blastostyl endet oben mit einer anfänglich

1) „Die Zoophyten und Echinodermen des adriatischen Meeres" Wien 1868.

breiten Deckenplatte, die sich aber während der Reifung des Gonophors von der Spitze zurückzieht, indem sie sich theilt und nach innen einstülpt. So entsteht eine weite Oeffnung in den Weichtheilen grade über dem Gonophor und bald darauf bildet sich auch eine correspondirende Oeffnung im Perisarc. So wenigstens bei weiblichen Gonangien, deren Inhalt, die Eier, erst nach durchlaufner Embryonal-Entwicklung in Gestalt orangefarbiger Planulae langsam durch diese Oeffnung austritt.

Die weiblichen Gonangien einiger Halecium-Arten (H. halecinum, Beanii etc.) tragen merkwürdigerweise an ihrer einen Seite nahe der Spitze zwei Hydranthen-Köpfchen, und *Hincks* vermuthete, dass sich dies wohl bei allen Arten so verhalten werde. Dies bestätigt sich nicht, da sie bei der neapolitanischen Art fehlen; sollten sie bei H. tenellum vorhanden sein, so wäre damit die Verschiedenheit beider Formen scharf formulirt.

Was die Entstehung der Geschlechtszellen betrifft, so bilden sich dieselben weder in den Gonophoren noch im Blastostyl, sondern in einer Keimzone des Coenosarc, welche hier noch bestimmter lokalisirt scheint als bei den Campanulariden oder Plumulariden. Sie beschränkt sich in beiden Geschlechtern auf die Stelle, an welcher die Gonangien später hervorwachsen, d. h. auf das Basalstück junger Seitenzweige oder — was dasselbe ist — Hydranthenstiele. Mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit lässt sich feststellen, dass sowohl die männlichen als die weiblichen Geschlechtszellen im Entoderm entstehen, die Keimstätte ist eine entodermale und die Lokalisirung derselben geht sogar so weit, dass von Anfang an die Geschlechtszellen nur auf diejenige Fläche des Entodermrohrs beschränkt sind, auf welcher auch das Gonangium hervorwächst und welche man deshalb als gonoide Fläche der antigonoiden gegenüberstellen kann. Eine Zerstreuung der Keimzellen über eine grössere Strecke des Stockes kommt hier nicht vor; selten findet man einmal eine Eizelle ausserhalb der Keimzone, etwa im Coenosarc des Stammes oder weiter oben im Seitenast. Wenn man diese Special-Keimzonen von unten nach oben am Stock mustert, so gelangt man von reifen Gonangien zu unreifen und immer jüngeren, dann zu Aesten, die noch keine Spur eines Gonangiums erkennen lassen, die aber in ihrer Keimzone bereits etwa 20—30 Eizellen oder aber ein Häufchen von männlichen Keimzellen (Taf. XI, Fig. 5 u. 6) enthalten. Noch weiter oben findet man an der entsprechenden Stelle nur erst einzelne, durch bedeutendere Grösse ausgezeichnete Keimzellen, bis zuletzt auch diese fehlen und die Keimzone nur aus einer Art gleichmässig gestalteter, epithelialer Entodermzellen zusammengesetzt ist. Darf nun aus diesem Befund geschlossen werden, dass die Keimzellen umgewandelte Epithelzellen des Entoderms sind? Ich möchte die Beantwortung dieser Frage auf den folgenden Abschnitt über Halecium halecinum verschieben, welche Art erheblich grössere Zellen besitzt und deshalb eine sichere Beurtheilung der feinsten Structurverhältnisse gestattet. Ich bemerke nur noch, dass das Ektoderm der Keimzonen mehrfach geschichtet ist und den Raum zwischen Stützlamelle und Perisarc vollständig ausfüllt.

Die Keimzellen einer Keimzone treten alle in die Gonangien ihres Zweiges ein, wie sich daraus ergibt, dass die Keimzone leer ist, sobald sich die Gonangien derselben ausgebildet haben. Grosse Wanderungen der Eizellen können somit bei diesem Halecium nicht vorkommen, da die betreffenden Gonangien unmittelbar in der Keimzone wurzeln.

Im Gonangium wandern sie innerhalb des Entoderms in das einzige Gonophor ein, um sodann ins Ektoderm überzutreten. Im ausgebildeten Gonophor liegen sowohl weibliche als männliche Keimzellen ausserhalb der Stützlamelle.

Junge männliche Gonophoren zeigen einen noch ziemlich kurzen Spadix, der nicht nur seitlich, sondern auch gegen die Deckenplatte hin von einem dicken Mantel von Spermatoblasten umgeben

ist. Die Deckenplatte ist dann noch vollständig entwickelt und nimmt die ganze Endfläche des Gonangiums ein. Später zieht sie sich von da zurück und schrumpft zusammen, wie auch das Blastostyl selbst, dessen Endausbreitung sie ist. Schliesslich werden beide vollständig rückgebildet und das Gonophor legt sich nun an Stelle der Deckenplatte der Gonotheka an. Zugleich drängt der wachsende Spadix die Spermatoblasten in der Spitze des Gonophors auseinander und durchbohrt so das Spermarium. Man erkennt dann deutlich, dass die Ektodermhülle des Gonophors aus doppelter Lage besteht, einer dünnen Schicht von Zellen, welche den Hoden direkt begrenzen und welche sich an der Durchbohrungsstelle auf den Spadix hinüberschlagen — dem Ektoderm eines Medusen-Manubriums entsprechend — und einer ebenfalls sehr dünnen Zellenlage, welche im Umfang des Spermariums der vorigen dicht aufliegt, an der Spitze aber von dem sich hervorstreckenden Spadix emporgehoben wird. Da ich zu spät auf diese Verhältnisse aufmerksam wurde, um sie noch auf Schnitten untersuchen zu können, will ich nicht als unbedingt sicher hinstellen, dass diese äussere Ektodermlage wirklich einfach ist, wie es auf optischen Schnitten durchaus den Anschein hat. Wenn sie aber auch wirklich nur aus einer Zellenlage besteht, wird sie doch als das Homologon der Medusenglocke betrachtet werden müssen und diese Gonophoren somit als sehr reducirte Medusoide. Auch die weiblichen Gonophoren sind Medusoide, und nach dem Befund bei Halecium halecinum muss ich annehmen, dass sie auch bei dieser Art eine aus drei Blättern zusammengesetzte Glockenwand besitzen, obgleich ich dies auf dem optischen Schnitt nicht völlig sicher erkennen konnte.

Auch hier drängt der wachsende Spadix die Eizellen an der Spitze des Gonophors zur Seite, überzogen blos vom Ektoderm. Dieses bläht sich hier durch eine — wie es scheint — gallertartige Ausscheidung zu einer pelottenförmigen Blase auf, deren Bedeutung mir nicht ganz klar wurde. Wenn die Deckenplatte sich zurückzieht und das Blastostyl schrumpft, dann legt sich diese Pelotte an Stelle der Deckenplatte dicht an die Gonotheka. Vermuthlich dient sie zur Verlöthung und vielleicht Durchbohrung derselben, denn bald nachher erfolgt die Befruchtung der Eier durch von aussen eingedrungenes Sperma und dann verkleinert sich rasch die Pelotte und schwindet bald vollständig. Zugleich zieht sich der Spadix aus dem Gonophor zurück und die Eizellen, welche inzwischen vom Ektoderm des Manubriums ganz umwachsen worden sind, ordnen sich innerhalb der dünnen Glockenwand zu einer einzeiligen Säule an, um nun ihre Entwicklung zum Embryo zu beginnen. Die Planulae treten zuletzt an der Spitze des Gonangiums aus.

Ein zweites Gonophor bildet sich niemals in demselben Gonangium, wie schon aus der Rückbildung des Blastostyls hervorgeht.

25. Halecium halecinum, *Linné.*

Prachtvolle Stöcke dieser Art von 7—8 Cent. Höhe verdanke ich der Güte des Herrn Professor *Möbius* in Kiel, der dieselben auf Austernbänken bei der Insel Föhr an der Nordseeküste von Schleswig sammelte. Wie die Untersuchung zeigte, waren es lauter Weibchen, alle in voller Fortpflanzung begriffen und mit zahlreichen Gonangien dicht besetzt.

Ich habe bei dieser Art nur den einen Punkt der Entstehung der Eizellen ins Auge gefasst. Die Keimstätte liegt im Entoderm der Coenosarc-Röhren, scheint mir aber nicht so scharf lokalisirt und auf die Stellen beschränkt zu sein, an welchen Gonangien hervorwachsen, wie bei Halecium tenellum. Doch rührt dies wahrscheinlich einfach daher, dass die Gonangien hier oft dicht nebeneinander reihenweise hervorsprossen, so dass ihre Special-Keimzonen sich nothwendig miteinander vermischen müssen.

Wie meistens bei Hydroiden, so verschiebt sich die Keimzone des Stocks mit dem Wachsthum nach oben, so dass man gegen die Spitzen der Aeste hin die Keimzellenbildung noch in vollem Gang trifft, während die tieferen Theile des Stocks nur noch zur Wanderung reife Eizellen enthalten oder bereits ganz leer sind. So waren in meinen Stöcken die untern Theile der Stämme und Aeste leer oder enthielten höchstens noch einzelne grosse Eizellen, in den Keimzonen aber gegen die Spitzen hin lag das Entoderm voll von Eizellen. Dieselben erlangen eine ziemlich bedeutende Grösse, ehe sie in ein Gonangium auswandern, liegen nie übereinander geschichtet, sondern stets einzeln nebeneinander und sind wie überall stets von einer dünnen oder dickeren Brücke von Epithelsubstanz gegen die Leibeshöhle abgesperrt (Taf. XXIV, Fig. 10, *eiz*). Dass sie nicht durch Umwandlung von Geisselzellen entstehen, lässt sich hier mit aller Sicherheit feststellen, indem sie sich aus kleineren Zellen differenziren, welche von Anfang an in der Tiefe des Entoderms liegen. Diese Keimzellen erscheinen zuerst vereinzelt auf der Innenseite der Stützlamelle, vermehren sich aber durch wiederholte Theilung und bilden dann kleine und grössere Zellenhaufen, die sich sehr scharf von dem Körper der sie umgebenden Epithelzellen abheben. Auf Schnitten liegen sie häufig in förmlichen Nischen der Epithelschicht, indem sie durch die angewandten Reagentien etwas geschrumpft sind und so ein Raum zwischen ihnen und dem Körper der Epithelzellen entstanden ist. Die Kerne dieser Keimzellen sind etwas kleiner als die der Epithelzellen, ihre Körper viel kleiner und homogen, ohne Körnchen und Vacuolen. Leider musste ich auf die Abbildung eines sehr instructiven Schnittes aus Mangel an Platz verzichten. Auf diesem sieht man nicht nur einzelne Keimzellen, junge und ältere Gruppen derselben nebeneinander, sondern man bemerkt in dem an Nesselkapseln reichen, vielfach geschichteten Ektoderm auch Zellen, deren Kerne den Kernen der Keimzellen sehr ähnlich sehen, so dass auch hier die Annahme nahe liegt, die

Keimzellen als eingewanderte Ektodermzellen zu betrachten. Auf dem in Taf. XXIV, Fig. 10 abgebildeten Schnitt tritt die Aehnlichkeit mancher Ektodermkerne mit Keimzell-Kernen weniger hervor, dagegen sieht man hier kleinere und grössere Keimzell-Gruppen neben zwei bereits differenzirten jungen Eizellen (*eiz*), sowie eine Zelle aus einer Gruppe, welche im Anfang der Differenzirung steht, einen grösseren Kern besitzt als die übrigen und einen grösseren Zellkörper.

Wenn man zu diesen Daten noch hinzunimmt, dass das Entoderm überall einschichtig ist, wo nicht Eizellen in ihm liegen oder die Keimzellen-Bildung in ihm im Gange befindlich ist, dass es also im Entoderm an Material fehlt, aus dem sich Keimzellen bilden könnten, wenn die Umwandlung von Epithelzellen ausgeschlossen ist, so gewinnt wohl die Annahme ektodermaler Abkunft der Eizellen noch erheblich an Wahrscheinlichkeit.

Die Eizellen verlassen das Entoderm erst innerhalb des Gonophors, um sich in diejenige Schicht einzubetten, welche dem Ektoderm des Manubriums einer Meduse entspricht. Denn die Gonophoren sind keine einfachen Sporophoren, sondern ihre Wand besteht aus den drei, allerdings sehr dünnen und dicht aufeinander gepressten Schichten, deren mittlere dem Entoderm, die sie einschliessenden dem Ektoderm angehören. Ausserdem ist noch eine feine, aber völlig deutliche und kernhaltige Membran direkt um die Eizellen zu erkennen, welche zwischen sie eindringt; sie eben entspricht dem Ektoderm des Manubriums und die Eizellen liegen also eingebettet in ein ektodermales Stroma. Später nach erfolgter Befruchtung zieht sich, wie bei Halecium tenellum, der Spadix aus dem Gonophor zurück und dann ordnen sich die in embryonale Entwicklung eintretenden Eizellen auch hier zu einer Säule an, eingehüllt und voneinander getrennt durch eine dünne Lage der Ektodermzellen des ehemaligen Manubriums.

26. Sertularella polyzonias, *Linné.*

Die nachfolgenden Angaben beziehen sich zugleich auf S. Gayi, Lamouroux, die sich in Bezug auf die Fortpflanzungserscheinungen ganz gleich verhält wie S. polyzonias, der sie ja auch in ihrem Bau sehr nahe steht. Beide Arten erhielt ich aus dem Mittelmeer, die erste von verschiednen Orten der Riviera aus dem Flachwasser, die zweite aus dem Golf von Neapel, wo sie auf den Felsbänken in etwa 40 Meter Tiefe nicht selten ist. Beide Arten bringen während des ganzen Winters Gonangien hervor, wahrscheinlich auch den ganzen Sommer hindurch; Gayi wenigstens erhielt ich im Juni geschlechtsreif.

Der unregelmässig dendritisch verzweigte Stock von S. polyzonias setzt sich bekanntlich aus langgestreckten Aesten zusammen, die unten nicht dicker sind als oben, indem sie überall nur aus einzelnen Hydranthenstielen bestehen, den „Stammgliedern" der Systematiker, die alternirend nach links oder rechts gewandt auseinander hervorgehen. Jeder Stiel trägt sein Hydranthenköpfchen, welches in der krugförmigen Hydrotheca geborgen ist, gebildet aus demselben dicken und harten Perisarc, welches auch den Stiel umhüllt.

Die grossen birnförmigen Gonangien stehen einzeln und zerstreut, seltener reihenweise übereinander. Sie entspringen nicht eigentlich auf der „Basis der Hydrotheca" (*Hincks*), sondern gegenüber derselben vom Hydranthenstiel (Stammglied). Bei einigermassen regelmässig gewachsenen Stöckchen nehmen sie die mittlere Region des Stammes und der Aeste ein, reichen selten ganz hinab oder ganz hinauf; doch verschiebt sich die Gonangien-Region mit dem Wachsthum des Stockes nach oben.

Männliche und weibliche Sexualzellen entstehen im Entoderm des Stammes und der Aeste. Die eigentliche Keimzone liegt oberhalb der aktuellen Gonangien-Zone; sie reicht bis nahe unter die Spitze der Aeste und rückt entsprechend dem Wachsthum des Stockes weiter aufwärts. Bei weiblichen Stöcken findet man das Entoderm oft dicht angefüllt mit Eizellen (Taf. VII, Fig. 8), welche nach oben zu an Grösse abnehmen und zuletzt ganz verschwinden. Die Eizellen entstehen also in dem obersten Theil der Keimzone, wachsen heran, nehmen an Zahl zu [1]) und rücken

---

1) Die Genese der Eizellen von Sertularella wurde zuerst in einer kurzen Notiz (Zool. Anzeiger, 1880, p. 230) publicirt, später ausführlicher in den Annales des sciences. An letzterem Ort (p. 17) hat sich durch ein Missverständniss des Correktors ein Satz eingeschlichen, den ich nicht beabsichtigt hatte und nicht vertreten möchte. Der obige Satz: „nehmen an Zahl zu" ist nämlich wiedergegeben durch: „se multiplient", was kaum anders zu verstehen ist, als „sie vermehren sich durch Theilung, während nur gesagt sein sollte, dass ihre Zahl wächst durch neue Umwandlung von Keim- in Epithelzellen. Ich habe niemals gesehen, dass Eizellen sich durch Theilung fortpflanzen und erkenne vielmehr einen der specifischen Charaktere der Eizelle darin, dass sie die Fähigkeit der Vermehrung blos aus sich heraus verloren hat.

später, wenn der Ast, in dem sie entstanden sind, sich bereits wieder bedeutend über ihre Ursprungsstätte hinaus verlängert hat, in ein junges Gonangium ein.

Wenn man unter der „Keimzone" das ganze Stück des Entodermrohrs begreift, welches Eizellen enthält, dann greifen Keimzone und Gonangienzone etwas übereinander. Die Eizellen fehlen zwar vollständig im Coenosarc des unteren Theils der Gonangien-Region, allein im obern liegen sie oft noch in reichlicher Zahl beisammen. Dies erklärt sich daraus, dass die Gonangien mehrere Gonophoren nacheinander zur Reife bringen, wie man denn oft gleichzeitig zwei in demselben Blastostyl übereinander beobachtet, ja bei Männchen sogar drei. Unter jüngeren Gonangien liegen deshalb häufig noch Eizellen im Coenosarc, bestimmt in das Gonangium nachzurücken und ein zweites Gonophor zu füllen, unter älteren Gonangien aber fehlen sie.

Die Gonangium-Bildung habe ich hier nicht von Anfang an im Einzelnen verfolgt, möchte aber hervorheben, was ich nirgends erwähnt finde, dass ein eigentliches Gonophor im Sinne einer morphologischen Individualität hier nicht vorkommt, dass vielmehr das Blastostyl selbst die Geschlechtsprodukte enthält und zur Reife bringt. Das weibliche Gonangium wird in seiner Achse von dem drehrunden Blastostyl durchzogen, welches sich am distalen Ende zu einer grossen Deckenplatte von Trichterform ausbreitet, die sich etwa wie der trichterförmige Aufsatz gewisser Lokomotiven-Schornsteine ausnimmt. Der mittlere Theil des Blastostyls enthält in seiner Wandung rundum etwa dreissig grosse Eizellen, die auch jetzt noch im Entoderm, d. h. unter der auffallend dicken Stützlamelle liegen, ihrerseits aber gegen die sie bedeckende Schicht von Epithelzellen durch eine sehr feine structurlose Membran, eine Neubildung der Entodermzellen getrennt werden. Diese neue Stützlamelle verschmilzt oben und unten am Pseudo-Gonophor mit der eigentlichen Stützlamelle, sie fehlt bei jungen Gonophoren und bildet sich erst während des Heranwachsens derselben.

Während diese Eizellen reifen, schiebt sich zugleich der sie enthaltende Theil des Blastostyls bis unter die Spitze des Gonangiums und entleert dann die reifen Eier nach aussen in ein gallertiges, bei Berührung mit Seewasser erhärtendes Sekret, welches dann als sog. „Acrocyste" (*Allman*) die Eier beutelartig einschliesst. Wahrscheinlich ist dasselbe eine Ausscheidung der grossen trichterförmigen Deckenplatte.

Nach Entleerung des ersten Pseudo-Gonophors rückt das zweite, welches sich inzwischen aus eingewanderten Eizellen im untern Theil des Blastostyls gebildet hat, durch allmälige Wachsthumsverschiebungen an seine Stelle. Im Blastostyl selbst bilden sich auch in späterer Zeit keine Eizellen, man findet in ihm niemals Uebergangsformen von undifferenzirten Keimzellen zu Eizellen, vielmehr immer nur zwar kleine, aber wohlcharakterisirte Eizellen. Man kann sich davon noch auf andre Weise überzeugen. Bei solchen Gonangien nämlich, deren Blastostyl nur ein Pseudo-Gonophor und noch keine Ersatz-Eizellen enthält, findet man diese Letzteren im Coenosarc, dicht unter der Basis des Gonangiums. Ich habe gelegentlich zwei, unmittelbar übereinander entspringende Gonangien beobachtet, von denen das obere noch keine Ersatzzellen im Blastostyl enthielt, das untere aber eine grosse Menge; dann war bei Letzterem das Entoderm des Stammes an der Basis des Gonangiums leer, bei Ersterem aber erfüllt von einer grossen Zahl von Eizellen, die dicht zusammengedrängt zur Einwanderung bereit lagen.

Aus dieser einen Beobachtung geht schon zur Genüge hervor, dass auch hier die Eizellen selbstständig wandern; dass sie Eigenbewegungen ausführen beweist auch schon ihre, besonders im obern Theil der Keimzone unregelmässig in Spitzen und Ausläufer ausgezogene Gestalt. Ihre Wanderungen scheinen

indessen in der Regel sich nicht sehr weit auszudehnen, die regelmässige Vertheilung der Eizellen nach ihrem Alter deutet vielmehr darauf hin, dass die in einem Abschnitt des Stammes entstandnen Eizellen sich nur bis zur nächsten Gonangium-Knospe bewegen, um in diese einzutreten. Der völlige Mangel von Eizellen im Coenosarc unter älteren Gonangien beweist, dass die Eizellen hier wie überall die Richtung nach aufwärts einhalten.

Während der Reifung der Eizellen ist mir ein Umstand aufgefallen, der Erwähnung verdient. Bei allen grösseren Gonophoren nämlich beobachtete ich auf der äussern Oberfläche der Eizellen und besonders in den Spalten zwischen ihnen eigenthümliche helle, runde Zellen mit grossen, immer sehr stark mit Carmin tingirten Kernen. Das Bild erinnerte dadurch an dasjenige, welches reifende Ovarien von Pennaria bieten (Taf. XVIII, Fig. 4, 5 u. 6), wo die letzten Reste der Nährzellen solche Nester in den Spalten der Eizellen bilden. Meine erste Vermuthung war daher, es möchte sich auch hier um Nährzellen handeln. Da indessen junge Gonophoren nicht mehr Eizellen enthalten als erwaehsene, da ferner die rothkernigen Zellen unvermittelt auftreten und sich weder aus Eizellen, noch aus den Entodermzellen ableiten lassen, welche auch in späteren Stadien noch eine Art von Stroma des Ovariums darstellen, in welches die Eizellen eingebettet sind, so weiss ich keine andere Auskunft, als sie für Parasiten pflanzlicher Natur zu erklären, die zu bestimmter Reifungsperiode von aussen in die Gonophoren eindringen. Ich gebe diese Vermuthung übrigens mit allem Vorbehalt, da ich nicht in der Lage war, die Sache eingehend zu verfolgen und kann dafür nur das Aussehen der Zellen anführen, welches in der That viel mehr an pflanzliche als an thierische Zellen erinnert. Der Zellkörper ist pellucid, der Zellkern gross, kuglig und homogen; häufig enthält eine Zelle zwei, auch drei Kerne und nach der Theilung bleiben die Tochterzellen gruppenweise vereinigt, so dass der Anschein von vier-, fünf- und sechskernigen Zellen entsteht. Offenbar befinden sie sich also in starker Vermehrung. Untersuchung am frischen Objekt würde vermuthlich über ihre pflanzliche Natur leicht entscheiden lassen. Ist meine Vermuthung richtig, so wäre zunächst zu untersuchen, ob diese parasitischen Zellen in den Gonophoren aller weiblichen Sertularella-Kolonien vorkommen, ob wir es also hier mit einem regelmässigen Commensalismus zu thun haben, der schon deshalb interessant wäre, weil er sich nur auf einen ganz bestimmten Theil des Stockes bezieht; denn obgleich alle grösseren Gonophoren meiner Kolonien diese Zellen enthielten, so kamen sie doch in keinem andern Theil des Stockes vor.

Die Frage nach dem Zusammenhang der Gonangium- und der Eizellen-Bildung lässt sich bei Sertularella deshalb nicht sicher beantworten, weil man die Punkte, an welchen Gonangien sich bilden werden, nicht im Voraus bestimmen kann. Die Eizellen entstehen auch nicht so dicht beisammen, als man sie später unter dem jungen Gonangium liegen sieht, vielmehr bilden sie sich — da ihre Zahl eine sehr grosse sein muss — mehr zerstreut über mehrere Stammglieder und sammeln sich dann unter der Gonangium-Knospe. Soviel darf immerhin behauptet werden, dass an einem der Stammglieder, in welchem sich eine Keimzone gebildet hat, demnächst auch ein Gonangium entstehen wird.

Die Entstehung der männlichen Keimzellen geht an denselben Stellen des Coenosarc vor sich wie die der weiblichen. Diese Zellen sind von Anfang an sehr klein und liegen in Haufen beisammen unter der Epithelschicht des Entoderms; ihre Kerne färben sich dunkel, während die Zellkörper blass bleiben. Ihr Eintritt in die Gonangienknospen muss wie bei den weiblichen Keimzellen auf aktiver Wanderung beruhen, da sie nicht blos unmittelbar unter dem Gonangium entstehen, sondern gruppenweise zerstreut in der ganzen Keimzone.

Die männlichen Gonangien verhalten sich ähnlich wie die weiblichen, indem auch sie kein

eigentliches Gonophor bilden, sondern die zu einem breiten Gürtel angehäuften Spermatoblasten im Blastostyl selbst zur Reife bringen. Taf. VI, Fig. 5 zeigt ein solches Gonangium, an welchem der Hoden (*H*) deutlich innerhalb der Stützlamelle liegend zu erkennen ist. Uebrigens bildet sich auch hier während des Heranwachsens des Gonophors eine feine hyaline Membran zwischen Spermarium und entodermalem Epithel, eine neue sekundäre Stützlamelle. Die Keimzellen des Hodens bilden sich unter fortgesetzter Vermehrung durch Theilung zu kugligen Spermatoblasten-Nestern aus, welche als Maschen eines Stroma-Netzes erscheinen und bei reifenden Spermarien nicht selten theilweise schon leer angetroffen werden. Die Zellen des Stromas besitzen grössere, schwach tingirbare Kerne, während die kleinen, polygonalen, hellen Spermatoblasten rundliche, dunkel sich färbende Kerne besitzen. Jeder der Spermatoblasten wächst zuletzt zu einem Samenfaden aus und stellt sich dabei mit dem den Kern enthaltenden Stäbchen-förmigen Kopf gegen die Peripherie des kugligen Maschenraums, so dass dadurch Bilder von grosser Regelmässigkeit zu Stande kommen — wie das ja übrigens von ganz andern Thiergruppen ebenfalls bekannt ist.

Somit ist für Sertularella wenigstens soviel festgestellt, dass die Keimstätte von beiderlei Geschlechtszellen im Entoderm liegt. Die weitere Frage nach der Herkunft der Keimzellen wurde hier wie auch bei der folgenden Art wegen der minder günstigen Bau-Verhältnisse des Stockes nicht in Angriff genommen, sondern auf die dafür weit günstigere Gattung Planularia verschoben.

27. Sertularia pumila, *Linné.*

Meine Exemplare dieser Art stammen aus le Croisic in der Bretagne. Wenn auch die Dicke und Undurchsichtigkeit des Chitinskeletts die Erforschung feinster histologischer Verhältnisse erschwert, so lassen sich doch die hauptsächlichsten Punkte in der Genese der Geschlechtszellen, vor Allem die Keimstätte und der Charakter der Gonophoren sehr wohl feststellen, und es schien mir dies um so wünschenswerther, als die meisten übrigen Sertulariden für solche Untersuchungen noch ungünstiger sind.

Die baumförmig verzweigten Stämmchen erheben sich von kriechenden Stolonen; Stämme und Aeste besitzen die gleiche Dicke und setzen sich aus Gliedern zusammen, deren jedes zwei sich gegenüberstehende nach rechts und links gewandte Hydrotheken trägt. Morphologisch wird man das unpaare Stammstück zweien Stammgliedern von Sertularella gleichzusetzen haben und demnach zwei miteinander verschmolzene Hydranthenstiele in ihm erkennen. Die Gonangien sitzen zerstreut den Haupt- und Nebenästen an und entspringen stets auf dem Basalstück (dem Stiel) eines Hydranthen.

Die Eizellen bilden sich innerhalb kleiner Keimzonen in den Stammgliedern. Dort findet man an solchen Stellen des Stockes, die im Begriff sind ein Gonangium hervorzutreiben, eine Gruppe kleiner, bei Tinction stark hervortretender Eizellen im Entoderm. Von dort wandern sie in das junge Gonangium ein, jedoch ziemlich spät, wenn dasselbe bereits anfängt eine Scheidung in Deckenplatte und eigentliches Blastostyl erkennen zu lassen, und dort hat sie bereits *Allman* gesehen und abgebildet. Er war zweifelhaft, ob diese „nucleated spherical bodies, in no way distinguishable from young ova" wirklich später als Eier in die Gonophoren zu liegen kommen, neigte aber doch entschieden dieser ganz richtigen Ansicht zu und betrachtete deshalb Sertularia pumila in Bezug auf die Entstehung der Eier als eine Ausnahme, die einzig in ihrer Art unter allen Hydroiden dastehe[1]).

Auf Taf. IX, Fig. 7 habe ich ein jüngeres, in Fig. 8 ein älteres Gonangium abgebildet; bei Beiden erkennt man, dass hier nicht, wie bei Sertularella das Blastostyl selbst die Eizellen zur Reife bringt, sondern dass wie gewöhnlich Gonophoren vom Blastostyl ihren Ursprung nehmen und zwar gleichzeitig immer nur eines. Von den zahlreichen Eizellen des Blastostyls rücken je vier bis sechs in ein Gonophor ein, um zunächst noch im Entoderm zu bleiben, bald aber die Stützlamelle zu durchsetzen und sich in das Ektoderm zu lagern. In dem auf Fig. 8 dargestellten jungen Gonophor (*Gph*) ist das Erste der Fall, in dem von Fig. 7 das Letztere, doch stellen beide Zeich-

1) „Tubul. Hydroids" p. 150, Holzschnitt 21.

nungen nur optische Schnitte dar und sind auch bei zu schwacher Vergrösserung entworfen, als dass diese Verhältnisse überzeugend hervortreten könnten. Auf wirklichen Schnitten und bei stärkerer Vergrösserung sieht man bei Gonophoren wie Fig. 7 nicht nur die Stützlamelle überall zwischen Spadix und Eizelle, sondern man erkennt auch, dass die Gonophoren-Wand nicht aus einer einfachen Ektodermlage besteht, sondern aus vier sehr dünnen Zellenschichten, von denen die innerste die Eizellen direkt überzieht und dem Ektoderm des Manubriums entspricht, die drei äussern zusammen die Glocke der Meduse repräsentiren. Ich habe auf Längsschnitten ganz deutlich den Ursprung der mittleren von ihnen, der Entodermlamelle vom Entodermschlauch an der Basis des Ovariums erkennen können. Auch auf Fig. 7 sieht man rechts unter der untersten Eizelle des Gonophors eine Andeutung davon.

Somit besitzt Sertularia Gonophoren von medusoidem Typus, stark rückgebildet, aber doch in den Hauptschichten vollständig erhalten.

Ganz eigenthümlich ist die Aufeinanderfolge der Gonophoren. Während dieselben sonst von oben nach unten sich folgen, verhält es sich hier umgekehrt, das erste Gonophor sprosst ganz unten am Blastostyl hervor (Fig. 7, *Gph*) und das zweite folgt dann später weit höher oben nach (Fig. 8, *Gph*). Vermuthlich bringt ein Gonangium eine grössere Zahl von Gonophoren successive hervor; darauf deutet wenigstens die grosse Zahl von Eizellen, welche das Blastostyl erfüllen (Fig. 8).

Eigenthümlich sind ferner die schon von *Allman* [1]) abgebildeten, blindsackartigen Auswüchse der Deckenplatte des Gonangiums, einfache, oder auch gablig gespaltene Schläuche, aus beiden Leibesschichten bestehend, und mit Nahrungsschollen im centralen Hohlraum. Vermuthlich haben sie nutritive Bedeutung für das Gonangium, vielleicht aber mehr eine resorbirende, als eine positiv ernährende. Ich möchte sie mit den Brutsäcken in Verbindung bringen, welche bei weiblichen Sertularien auf der Spitze des Gonangiums gebildet werden, mit den „Acrocysten" *Allman*'s. Ich finde nämlich die Blindschläuche nur in solchen Gonangien, welche schon eine Acrocyste producirt haben, nicht bei jungen Gonangien, welche das erste Gonophor noch in ihrem Innern enthalten (Fig. 7, *Gph*). Die Acrocyste ist eine Ausscheidung der äusseren Hülle des Gonophors, welche schon sich ablagert, während das Gonophor noch im Innern des Gonangiums liegt. In Fig. 7 ist sie gelb angegeben (*ps'*), einmal um sie besser hervorzuheben und dann um ihre Verwandtschaft mit dem eigentlichen Perisarc anzudeuten; in Natur ist sie farblos und zeigt — was übrigens auch *Allman* schon gesehen hat — eine deutliche Schichtung. Wenn das Gonophor seine Reife erlangt hat, wächst es durch eine Oeffnung in der Spitze des Gonangiums Hernia-artig hervor und dehnt sich dort zu einem ansehnlichen Sack aus, der mit dem gallertartig aufquellenden Sekret umgeben ist. Die inzwischen befruchteten Eier treten in den Hohlraum dieses dickwandigen Sackes aus, während das Gonophor selbst mit allen seinen Theilen sich wieder in das Gonangium zurückzieht [2]). Dieser Rückzug nun beruht nicht, oder doch nicht blos auf einer aktiven Contraction, sondern er ist mit einer völligen Reduction der Gewebe verbunden, wie sie in ähnlicher Weise beim Rückzug des entleerten Gonophors vieler Hydroiden (z. B. Corydendrium) vorkommt und auch früher schon erwähnt wurde. Diese Reduction beruht nicht auf direktem Zerfall, sondern auf einer histologisch sehr interessanten Rückbildung mit ununterbrochner Continuität der Gewebe, auf einer Art von Histolyse. Ich habe den Vorgang nicht im Genaueren verfolgt, allein soviel glaube ich angeben zu können, dass ein sehr energischer

1) „Tubul. Hydroids" p. 50.

2) Diese Darstellung von der Bildung der Acrocyste beruht nicht auf direkter Beobachtung des Vorgangs, sondern auf Schlüssen aus einzelnen Stadien. *Allman* stellt übrigens die Sache ganz ähnlich dar (Tub. Hydr. p. 49).

Resorptionsprocess hier vor sich geht, und diesen möchte ich in innere Verbindung bringen mit den oben erwähnten von der Decke des Gonangiums sich bildenden Blindschläuchen und Strängen. Fig. 8 zeigt ein Stadium dieses Rückbildungsprocesses; die Acrocyste (*Acr*) ist ausgebildet, das erste Gonophor hat sich leer aus ihr zurückgezogen und bildet nun eine Art Deckenplatte (*Dkp*) an Stelle des zur Seite gedrängten Blastostyls (*Blst'*). Von dieser spannen sich nach den Seiten des Gonangiums und nach abwärts Stränge, die theils auch Fortsätze des Entoderms enthalten. Ich habe sie als Gubernacula (*gub*) bezeichnet, weil ich vermuthe, dass sie bestimmt sind, durch Wachsthums-Verkürzung den Rest des Gonophors allmälig auf die Seite zu ziehen und so dem zweiten Gonophor Platz zu schaffen; sie haben aber wahrscheinlich zugleich noch die Bedeutung, die Resorption der schwindenden Gonophoren-Wand zu beschleunigen. Sicherlich ist der Hohlraum des Gonangiums nicht mit Wasser gefüllt, sondern mit proteinreicher Flüssigkeit.

Die Bildungsstätte der männlichen Keimzellen ist ebenfalls das Entoderm des Coenosarc, und es sind auch hier die unterhalb des Knospungspunktes eines Gonangiums gelegenen Strecken, welche eine Keimzone zur Entwicklung bringen. Die Keimzellen sind sehr viel kleiner als junge Eizellen, ähneln durchaus den entsprechenden Gebilden der Campanulariden und Plumulariden und liegen in grosser Zahl in der Keimzone und später im Entoderm des Blastostyls. Von dort wandern sie in das junge Gonophor ein, durchbrechen, wie die Eizellen die Stützlamelle, und lagern sich in diejenige Ektodermschicht, welche als dünner Ueberzug zunächst den Spadix umhüllt. Diese Schicht entspricht auch hier dem Ektoderm des Manubrium, wie daraus hervorgeht, dass sie selbst noch von einer dünnen, aus drei Schichten zusammengesetzten zelligen Hülle umgeben wird: dem Homologon der Medusenglocke. Auf dem optischen Schnitt ist es unmöglich, diese feinsten Schichten zu erkennen, auf wirklichen Schnitten besonders jüngerer Gonophoren erkennt man sie aber mit aller Bestimmtheit, wie es denn auch keinem Zweifel unterliegt, dass das Spermarium ausserhalb der glatt und scharf den Spadix begrenzenden Stützlamelle liegt.

In jungen Gonangien ist immer ein Blastostyl mit wohl ausgebildeter Deckenplatte vorhanden; wenn aber das erste Gonophor heranwächst, legt es sich dicht an die Deckenplatte und verdrängt dieselbe allmälig aus der Decke des Gonangiums. Das Blastostyl bildet sich dann — wenigstens in seinem obern Theil zurück; Querschnitt-Serien nahezu reifer männlicher Gonangien zeigten mir nur Querschnitte des Gonophors in der ganzen oberen Hälfte, keine Spur des Blastostyls mehr.

Nachschrift.

Sertularia pumila ist eine der sechs Arten, welche von *de Varenne* auf die Entstehung der Eizellen untersucht wurde. Durch Maceration in verdünnter Essigsäure beobachtete Derselbe den Ursprung der Eizellen im Entoderm des Stammes und bemerkt dazu ganz richtig, dass die kleinen Eizellen hauptsächlich in der Nähe der Punkte sich finden, wo Gonangien sich bilden werden [1]). Dagegen wiederholt er auch hier wieder den durch alle seine Untersuchungen sich durchziehenden Irrthum, dass die Eizellen die Leibeshöhle begrenzten und durch Umwandlung fertiger, histologisch differenzirter Epithelzellen entstünden. Ich habe mich bei Sertularia aus dem schon bei Sertularella angeführten Grund über die Frage nach der Abkunft der Keimzellen nicht ausgesprochen und verweise wegen dieses Punktes auf die Darlegungen bei Plumularia echinulata und besonders halecioides.

1) „Polypes hydraires" p. 29.

28. Plumularia echinulata, *Lamarck.*

I. Allgemeines.

Die Stöckchen, welche mir zur Untersuchung dienten, wurden in den Häfen von Marseille und Genua im April vom Kiel alter Schiffe abgekratzt, wo sie stellenweise ganze Wälder bildeten; sie befanden sich in voller geschlechtlicher Fortpflanzung.

Einige Worte über die Artfrage möchten hier am Platz sein, um späteren Untersuchern eine sichere Vergleichung zu ermöglichen. Pl. echinulata Lamouroux ist bisher für das Mittelmeer nicht angegeben worden, an der englischen Küste wächst sie vorzüglich auf Zostera marina und Chorda filum. Das charakteristischste Merkmal derselben sind die langen spitzen Dornen, welche vom Ende und den Längsrippen der Gonophoren hervorstehen; grade diese aber „vary in the degree of development" (*Hincks* Brit. Zooph. p. 303), und in der That stimmt die Abbildung, welche der britische Forscher von den Gonophoren gibt nicht vollständig mit denjenigen meiner Stöckchen. Dazu kommt, dass bei meinen Stöckchen, welche durchweg dioecisch waren, die männlichen Gonophoren meist keine Spur von Dornen aufzeigten, niemals wirkliche Dornen wie die weiblichen, höchstens schwache Andeutungen derselben. Von der britischen Art wird ein solcher Unterschied nicht angegeben.

Da nun aber ausser Plum. echinulata nur noch Plum. pinnata L. Dornen auf den Gonophoren hat (ob auch auf den männlichen wird nicht erwähnt), diese Art aber sich in andern Punkten, so z. B. in der Stellung und Zahl der Nematophoren, Verhältniss der Internodien am Hauptstamm zu den Pinnae u. s. w. scharf von meinen Exemplaren unterscheidet — da ferner Pl. echinulata in diesen andern Charakteren genau mit ihnen stimmt, so dürfen die Mittelmeer-Stöckchen wohl einstweilen als Pl. echinulata bezeichnet werden, bis direkte Vergleichung mit Exemplaren der britischen Küste diese Bezeichnung definitiv bestätigt oder widerlegt.

II. Architektonik des Stockes.

Der gröbere Bau der Plumularien ist genügend bekannt; von dem senkrecht emporstrebenden Hauptstamm entspringen Seitenäste, Hydrocladien (Kirchenpauer) und zwar alternirend einer nach rechts und einer nach links, alle in derselben Ebene. Stamm und Hydrocladien sind gegliedert und bei Pl. echinulata entspringt stets nur ein Seitenast von einem Stammglied. Die Gonangien sitzen bei dieser Art hauptsächlich auf dem Stamm und zwar in sehr grosser Anzahl; ihre Bildung beginnt unten und rückt allmälig und im Ganzen sehr regelmässig nach oben fort. An jedem Stammglied können mehrere Gonangien hervorwachsen (3—7) und nicht selten sprossen auch noch einige an dem ersten, zuweilen — besonders bei männlichen Stöcken — auch noch am zweiten und dritten Glied des Sei-

tenastes hervor. Da die Gonangien im Verhältniss zum Stock und seinen Hydranthen sehr gross sind, so kann ein Stammglied ganz bedeckt werden von seinen Gonangien; dennoch sind dieselben ungleich vertheilt, denn sie sitzen gewöhnlich alle auf der einen Fläche des Stammes (vielleicht der Lichtseite?); nur wenn auf dieser kein Platz mehr vorhanden ist, greifen wohl auch einige auf die Rückseite über (bei Männchen). Da auch die Mündung der Hydrothecen sich stets dieser Seite zuwendet, so könnte man dieselbe die Zooid-Fläche nennen, die andere die Antizooid-Fläche.

Die Grundform der reifen Gonangien ist im Allgemeinen langgestreckt birnförmig mit kurzem, dünnen Stiel. Bei den männlichen Gonangien (Länge 1,2—1,3 Mm., Dicke 0,35—0,55) ist die Oberfläche glatt, oder besonders gegen die Endkuppe hin von einigen flachen Längsrippen durchzogen (Taf. VI, Fig. 2, *Gng*); sehr selten ziehen sich diese Rippen zu förmlichen Dornen aus. Die weiblichen Gonangien dagegen, in der Grundform mit den männlichen übereinstimmend, tragen ausnahmslos eine wechselnde Anzahl langer, spitzer, grader Dornen, gebildet von Ektoderm-Fortsätzen, die sich nach Abscheidung des Perisarcs aus diesem zurückziehen (Taf. IX, Fig. 3 u. 4). Es kommen ihrer bis zu zwölf vor, oft sind es aber auch nur vier oder fünf. In ersterem Fall stehen sie nicht nur auf der Endkuppe selbst, sondern auch ein wenig tiefer unten auf den rippenartigen Kanten. Die Länge der weiblichen Gonangien beträgt 1,15—1,3 Mm., ihre Dicke 0,45 Mm.

Männliche, wie weibliche Gonangien enthalten gleichzeitig immer nur ein reifes, oder der Reife nahes Gonophor (Taf. IX, Fig. 3 u. 4), es werden aber immer mindestens zwei, zuweilen wohl auch drei Gonophoren hintereinander in demselben Gonangium ausgebildet und bei den männlichen Gonangien folgen sie sich rascher als bei den weiblichen.

III. Feinerer Bau.

Es ist nicht meine Absicht, die gesammte Histologie der Plumularien hier zu behandeln, ich möchte vielmehr hauptsächlich die Theile besprechen, deren Kenntniss für die Genese der Sexualprodukte nothwendig ist, nämlich Ektoderm und Entoderm des Coenosarcs; daran mögen sich dann noch einige Worte über den Bau und den morphologischen Werth der Nematophoren anschliessen.

Das Ektoderm des Coenosarcs ist in den dünnen Gliedern der Hydrocladien meist einschichtig, in den Stammgliedern aber mehrschichtig, ja oft vielschichtig. Die Dicke desselben wechselt aber auch hier, ist an der Seite und auf der zooiden Fläche des Stammes gewöhnlich weit dicker, als auf der antizooiden Fläche. Uebrigens findet man nicht selten hart neben einer ganz dünnen Ektoderm-Stelle eine vielfach geschichtete, die sich wie ein dicker Teigklumpen über das Entodermrohr hinlagert (Taf. VII, Fig. 2, Taf. VIII, Fig. 1 und andere). Die Hauptmasse des Ektoderms besteht aus sehr kleinen, wasserklaren, polygonalen Zellen mit kleinem, stark tingirbarem Kern (Taf. VIII, Fig. 9, *A*). Sie scheiden wohl das Perisarc ab, wie sie denn auch an einschichtigen Stellen (z. B. in den Hydrocladien) allein das Ektoderm bilden. Am Stamm aber finden sich ausserdem noch zwischen ihnen zerstreut grössere, ebenfalls wasserklare, polygonale Zellen, in denen Nesselkapseln entstehen (Fig. 9, *A*, *Nkz*, *Nk*). Sie finden sich in jeder Tiefe des Ektoderms, liegen nicht selten flach auf der Stützlamelle auf und stehen an andern Orten dicht unter dem Perisarc. Die zahlreichen Nesselkapseln des Coenosarcs sind grösser (0,011 Mm. lang) als die der Tentakel (0,003 Mm.).

Ausserdem findet sich im ganzen Stamm als tiefste Schicht des Ektoderms eine Lage von Längs-Muskeln, deren histologische Elemente Spindelzellen sind. Sie liegen der Stützlamelle unmittelbar auf, besitzen einen Kern und hängen nicht mit Epithelzellen zusammen (Taf. VIII, Fig. 9, *B*).

Durch Maceration lassen sie sich einzeln oder in Gruppen isoliren, man erkennt sie aber auch sehr gut schon am unverletzten Stamm, wenigstens an gefärbten Präparaten.

Bisher sind Muskelzellen an dem von hartem Perisarc umschlossenen Stamm von Hydroidpolypen nicht gesehen worden, vielleicht nur deshalb nicht, weil man sie dort nicht erwartete. Ich habe schon an einem andern Ort [1]) auf ihr allgemeines Vorkommen bei Plumularia und Campanularia aufmerksam gemacht, Angaben die seither durch *Hamann* bestätigt worden sind; auch ist dort bereits ihre Function nachgewiesen worden, die darin besteht, langsame und unregelmässige Pulsationen des Coenosarc-Rohres hervorzurufen.

Was mir in morphologischer und histogenetischer Beziehung aber besonders interessant scheint, ist der Umstand, dass die Gestalt dieser Muskelzellen nach obenhin im Stocke sich mehr und mehr der polygonalen gewöhnlicher Ektodermzellen nähert und dass schliesslich grosse Ektoderm-Stellen vorkommen, zusammengesetzt nur aus solchen kürzeren, etwa rhombischen Zellen, die der Form nach in der Mitte stehen zwischen den eigentlichen Muskelzellen und den eigentlichen Epithelzellen. Funktioniren dieselben noch als Muskelzellen? oder verrichten sie nur die Funktionen der gewöhnlichen Ektodermzellen, Abscheidung des Perisarcs, Leitung der Nahrungssäfte? oder findet eine Combination zwischen beiden Funktionen statt? Ich halte Letzteres für das Wahrscheinlichste, womit dann aber freilich die Annahme einer zweiten Art von Muskelfaser-Bildung bei den Hydroiden nothwendig verknüpft wäre. Bisher nahm man nur den Modus der Abscheidung einer Muskelfaser auf der Fläche einer Zelle an, die nun mehr oder weniger selbstständig werden kann (Neuromuskelzelle), also eine Arbeitstheilung innerhalb der einzelnen Zelle — hier müsste man aber eine Arbeitstheilung zwischen den verschiednen Ektodermzellen annehmen, so zwar, dass einige zu Muskelzellen sich umwandeln, andere Epithelzellen bleiben. Jedenfalls gehen beide, ja alle drei Zellenarten, wie sie sich in den fertig ausgebildeten Stammgliedern vorfinden aus einer einzigen Zellenart hervor. Die Spitze des Stammes besteht nur aus einer Art turgescirender, in starker Vermehrung begriffener Ektodermzellen und diese differenziren sich dann erst weiter unten zu Muskel- und Epithelzellen. Dies geschieht allmälig und es ist somit sehr wohl denkbar, dass zu einer bestimmten Zeit und also auch in einer bestimmten Region des Stockes die Zellen sowohl die Funktionen des Epithels als die der Muskeln ausführen können. Die Scheidung, die dann eintreten muss, lässt sich leider wegen der Kleinheit der Zellen hier nicht genauer verfolgen, man sieht nur, dass sie eintritt, dass auf den nach abwärts sich immer mehr in die Länge streckenden tiefen Zellen eine höhere, rein epitheliale Lage zu liegen kommt.

Uebrigens sind auch hier die rein epithelialen Zellen des Ektoderms mit Fähigkeit der Bewegung ausgerüstet, wenn auch nur mit amöboider Beweglichkeit. Dies tritt besonders an solchen Stellen hervor, wo das Ektoderm sich vom Perisarc in seiner Hauptmasse zurückgezogen hat und an ihm nur durch jene ein- oder vielzelligen Fortsätze festhängt, welche ich als „Haftzipfel" bezeichne. Diese können eingezogen und ausgestreckt werden und zeigen während des Lebens ein beinah ununterbrochenes, wenn auch oft sehr langsames Spiel der Bewegung.

Das Perisarc dieser Plumularie ist sehr dick und am Stamm deutlich geschichtet (Taf. VIII, Fig. 7, 11, Taf. IX, Fig. 1 u. andere). Die tiefste und also jüngste Schicht desselben ist noch weich und plastisch, wie sich bei der Entstehungsgeschichte der Gonangien zeigen wird, und unterscheidet sich in ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften von den älteren, bereits harten und ver-

1) „Zool. Anzeiger" 1881, p. 61.

hornten Schichten. Auf Taf. VIII ist diese tiefe Schicht meist durch rothe Färbung ausgezeichnet worden (z. B. Fig. 4, 5, 6, 7 *ps'*), wie sie sich denn auch an Tinctionspräparaten zuerst und am stärksten färbt.

Ausser den beschriebenen Zellen habe ich niemals andere histologische Elemente im Ektoderm beobachtet, vor Allem niemals Zellen, die irgend eine Aehnlichkeit mit männlichen oder weiblichen Sexualzellen besassen. Doch muss noch erwähnt werden, dass die kleinen Ektodermzellen, die gewöhnlich eine rundliche oder polygonale Gestalt besitzen, unter Umständen auch andre Formen auf längere Zeit annehmen. Sie werden häufig spindelförmig in den schon erwähnten „Haftzipfeln", die überall, sowohl im Stamm und den Aesten, als in den Gonangien vorkommen, dann aber in besonders ausgezeichneter Weise bei der Bildung der weiter unten zu besprechenden „Ektodermkuppe", welche die Entstehung eines Gonangiums einleitet.

Das Entoderm des Coenosarcs ist im Allgemeinen einschichtig und besteht aus den bekannten geisseltragenden Zellen (Taf. VIII, Fig. 1 u. andere). Ihre Höhe ist in den dicken Stammgliedern und in den wachsenden Theilen an der Spitze des Stammes am grössten und beträgt in letzteren 0,02 Mm., die Kerne sind klein (0,005 Mm.), oval und mit punktförmigem nicht stark hervortretendem Nucleolus. Die Geissel wurde auf den Abbildungen nicht eingezeichnet, weil sie an den Präparaten nur ganz selten und stellenweise zu erkennen war. Diese Entodermzellen sind in allen fertigen Theilen des Stockes arm an Protoplasma, färben sich deshalb nur schwach, zwischen ihnen aber kommen noch andre protoplasmareiche und stark tingirbare Zellen vor, welche zwischen den geisseltragenden Entodermzellen eingeschaltet sind und sich in Geschlechtszellen umwandeln, wenn nicht alle, so doch ein grosser Theil von ihnen. Sie sollen bei der Genese der Letzteren näher besprochen werden.

IV. Bau der Nematophoren.

Es mögen hier noch einige Worte über den Bau der Nematophoren folgen, deren Besitz für die Familie der Plumulariden charakteristisch ist. Bekanntlich nahm sie *Allman* [1]) für Fortsätze aus freier Sarcode, die nach Art der Rhizopoden sich in Fäden auszöge. Am lebenden Thier mag dieser Anschein oft täuschend genug sein, wie ja auch *Reichert* [2]) das Ektoderm der Hydroiden seiner Zeit für freie Sarcode erklärte, allein nicht nur die Zugehörigkeit der Nematophoren zu einem Metazoen-Organismus lässt eine solche Constitution als unwahrscheinlich erscheinen, sondern speciell auch noch das Vorkommen von Nesselorganen in den Nematophoren, die — soweit wir wissen — doch nur in Zellen gebildet werden [3]).

Immerhin lässt sich a priori die Unmöglichkeit des Vorkommens freier Sarcode bei einem Hydroidpolypen nicht behaupten, und *Hincks* [4]) glaubte gesehen zu haben, wie bei Plumularia frutescens das von ihm als „Sarcostyl" bezeichnete Nematophor aus der Nematothek austrat und allmälig alle Zweige des Stocks wie mit einem Netz von Sommerfäden umspann. Mit Anwendung der Färbungsmethoden lässt sich indessen leicht erkennen, dass diese Angaben auf Täuschungen beruhen müssen, denn wenigstens bei Plumularia echinulata sind die Nematophoren aus Zellen zusammengesetzt, ja sie

1) Ann. and Mag. nat. Hist. 1872, Bd. IX. p. 370.

2) „Abhandl. d. K. Akad. d. Wissschft." Berlin 1866, p. 199.

3) Das interessante Vorkommen nesselkapsel-ähnlicher Gebilde in den zur Entwicklungsgeschichte eines Protozoon gerechneten Myxosporidien ändert daran Nichts, da auch hier die betreffenden Gebilde in einem vielkernigen Protoplasma-Körper entstehen. Siehe: *Bütschli* in Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXV, p. 630.

4) Brit. Hydr. Zoophytes, Vol. I, p. XVIII.

denn wenigstens bei Plumularia echinulata sind die Nematophoren aus Zellen zusammengesetzt, ja sie erweisen sich nicht einmal blos als Ektoderm-Auswüchse, wie man hätte vermuthen können, sondern sie enthalten einen soliden, fadenförmigen Entoderm-Fortsatz, in welchem mehrere Kerne in weitem Abstand voneinander liegen und der umgeben ist von einem geschlossenen, schlauchförmigen Fortsatz der Stützlamelle (Taf. VII, Fig. 7). Die Nematophoren dürfen deshalb als Individuen aufgefasst werden, deren Leibeshöhle verkümmert und deren Entoderm auf einen fadenförmigen Zellstrang reducirt ist. Man wird sie deshalb ganz wohl mit *Kirchenpauer* als die „Wehrthiere" der Kolonie bezeichnen dürfen [1]). Uebrigens zeigt eine ältere Beobachtung von *Semper* [2]) darauf hin, dass es auch heute noch Nematophoren gibt, welche die Attribute des Individuums unverkürzt besitzen. Derselbe erwähnt in seinem „Vorläufigen Reisebericht aus den Philippinen" einen riesigen, fast mannshohen Hydroidpolypen, der in den drei Nebenkelchen, welche den Hauptkelch (den des Hydranthen) umgeben, „Nesselpolypen" enthält. Die beigegebene Abbildung (Taf. XXXVIII, Fig. 4a) zeigt, dass diese Nesselpolypen vollständige Individuen mit Entodermrohr und geräumiger Leibeshöhle sind. *Kirchenpauer* hat den betreffenden Polypen als eine Aglaophenia erkannt und Philippina genannt.

Die Auffassung der Nematophoren als reducirter und zu Kampfeszwecken in bestimmter Weise umgewandelter Hydranthen wurde schon früher kurz von mir entwickelt und durch Beobachtungen begründet [3]). Inzwischen ist *Merejkowsky* unabhängig von mir zu derselben Ansicht gelangt und hat dieselbe in einer grösseren Abhandlung dargelegt [4]). Mit den Einzelheiten seiner Ausführungen kann ich freilich keineswegs immer einverstanden sein, so vor Allem nicht mit der Angabe, dass die Ektodermzellen der Nematophoren nicht wie gewöhnlich unmittelbar aneinander stiessen, sondern in einer gemeinsamen Lage freier Sarcode eingebettet seien. Ich sehe davon Nichts; es wäre auch schwer sich vorzustellen, durch welche Mittel sich diese gemeinsame Sarcode von der Sarcode der einzelnen Zellkörper getrennt halten sollte. *Merejkowsky* scheint aber freie Sarcode zur Erklärung kleiner pseudopodienartiger Spitzen und Zacken für nöthig gehalten zu haben, wie er sie auf der Oberfläche lebender Nematophoren beobachtete. Dazu bedarf es indessen keiner freien Sarcode, da die Ektodermzellen des Coenosarcs aller Hydroiden die Fähigkeit besitzen, Ausläufer auszusenden und wieder einzuziehen. Vor Allem an denjenigen Theilen, welche von festem Perisarc umgeben sind, lassen sich solche Bewegungen zu jeder Zeit beobachten. An solchen Stellen ist der Weichkörper des Polypenstocks durch jene schon auf p. 174 erwähnten „Haftzipfel" am Skelett befestigt, und diese Ausläufer verändern sich während des Lebens fortwährend. Zuerst sind ihre Bewegungen von *Reichert* bei Campanularien gesehen worden [4]), dessen theilweise ganz richtigen Angaben darüber dadurch in Vergessenheit geriethen, dass er sie mit der irrigen Vorstellung verband, das Ektoderm bestehe nicht aus Zellen, sondern aus freier Sarcode. Mit der Zurückweisung dieses damals schon leicht nachweisbaren Irrthums warf man das Richtige in *Reichert*'s Beobachtungen mit über Bord, und es sind wohl erst meine oben schon erwähnten kurzen Mittheilungen gewesen, die den Zoologen diese unausgesetzt sich abspielenden Bewegungsvorgänge des Ektoderms zu allgemeiner Kenntniss brachten [5]).

1) „Hamburger naturwissenschaftliche Abhandlungen," Bd. V u. VI, 1872 u. 1876.
2) „Zeitschrift f. wiss. Zoologie" Bd. XIII, 1863.
3) „Arch. Zool. expér. et génér." Tom. X, p. 583—610, 1882.
4) Abhandl. d. Berl. Akad. 1866, p. 199.
5) Zool. Anzeiger, 1881, p. 63.

V. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Die männlichen Geschlechtszellen entstehen bei Plumularia nicht in den Gonophoren, sondern im Coenosarc-Rohr und zwar im Entoderm; sie war die erste Hydroiden-Gattung, bei welcher ich eine entodermale Keimstätte derselben feststellen konnte [1]). Wenn man ein Stöckchen, welches unten schon dicht mit Gonangien besetzt ist, mustert, so kann man in dem Stück des Stammes oberhalb der Gonangien die Hoden-Anlagen im Entoderm sehr deutlich erkennen und durch eine ganze Reihe von Stammgliedern verfolgen. Grade oberhalb der letzten Gonangien erscheinen sie als linsenförmige ganz ansehnliche Haufen kleiner Zellen, welche das Entoderm stark nach innen vortreiben, während das Ektoderm über ihnen gewisse auffallende Veränderungen zeigt, die noch genauer zu schildern sein werden (Taf. VI, Fig. 2, *II*). Höher oben im Stamm finden sich ähnliche, aber kleinere Entoderm-Schwellungen ohne Veränderung des darüberliegenden Ektoderms (*II'*), und noch höher oben stösst man auf Stellen, die sich nur dadurch auszeichnen, dass unter den gewöhnlichen Epithelzellen noch zwei oder drei kleine polygonale Zellen liegen mit stark tingirbarem Kern und vacuolenfreiem Zellkörper. Die Hoden-Anlagen sind also ihrem Alter nach angeordnet, allerdings nicht ganz streng, aber doch so, dass im Allgemeinen die jüngeren weiter oben, die älteren weiter unter liegen; sie entstehen in den obersten Stammgliedern und wachsen, während zugleich der Stamm über ihnen wächst. Nennt man den Theil des Stammes, welcher bereits Gonangien trägt, die Gonangien-Zone, denjenigen aber, in dessen Coenosarc Geschlechtszellen liegen, die Keimzone, so verschieben sich während des Wachsthums des Stockes beide Zonen anhaltend und gleichmässig nach oben, und zwar so, dass ihre Entfernung von der Spitze des Stockes die gleiche bleibt. Beide Zonen greifen etwas übereinander, denn die obersten, Gonangien-tragenden Stammglieder enthalten immer auch Hoden-Anlagen, während solche in dem untern Theil der Gonangien-Zone fehlen; dort sind sie bereits verbraucht, d. h. in die Gonangien eingewandert.

Es fragt sich zunächst, aus welchen Elementen die Sexualzellen sich bilden. Sind sie etwa schon von vornherein, d. h. von der Ontogenese des ersten Hydranthen her im Stock vorhanden? Ich glaube, dass man diese Frage bestimmt verneinen darf, da man in der wachsenden Spitze des Stockes sie von ihrem ersten Auftreten an verfolgen kann. In der äussersten Spitze des Stockes liegt keine, irgendwie ausgezeichnete Zelle, weder im Ektoderm noch im Entoderm. Die Entodermzellen sind dort alle von gleicher Beschaffenheit, gross, stark tingirbar, weil reich an Protoplasma, wie in allen wachsenden Theilen der Hydroiden. Aber schon im dritten oder vierten Glied unter der Spitze lässt die Turgescenz derselben bedeutend nach, sie färben sich nur schwach, haben einen grossentheils flüssigen, nur von feinem Plasma-Netz durchzogenen Inhalt, kurz nehmen das bekannte Aussehen coenosarcaler Entodermzellen an. Hier und da aber zeigen sich zwischen ihnen einzelne, protoplasma-reiche, stark tingirbare Zellen, welche mit ihnen in Reih und Glied zu stehen scheinen, in Wahrheit aber, wie die Schnitte lehren, stets ein Wenig unter der Oberfläche des Epithels liegen. Dieses sind die primären Samenbildner, deren Zahl sich mit dem Heranwachsen des betreffenden Stammgliedes stetig vermehrt. Im achten oder neunten Glied von oben findet man sie schon in bedeutend grösserer Zahl, auch die einzelnen grösser als vorher (0,015 Mm). Schon vorher konnte man Theilungserscheinungen constatiren, von nun an aber steigert sich die Vermehrung, und es bilden sich

1) Ueber die coenosarcale Entstehung der männlichen Geschlechtszellen bei Plumularia habe ich zuerst in zwei kleinen Aufsätzen vom Jahr 1880 berichtet (Zool. Anzeig. No. 75), eine ausführlichere Darstellung folgte 1881 (Annales scienc. nat. 6 sér. Tom. XI).

so jene soeben betrachteten primären Hodenanlagen (Taf. VII, Fig. 5). Die Gonangien entspringen — wie schon erwähnt — vorwiegend auf der zooiden Fläche und an den Seiten des Stammes und auch die Hoden-Anlagen liegen fast immer auf dieser Fläche des Entodermrohrs. Aber auch auf der antizooiden Fläche finden sich in verschiedner, oft grosser Zahl Keimzellen, was wohl theils mit der ausnahmsweisen Bildung von Gonangien an dieser Fläche zusammenhängt, theils aber auf eine Wanderung der Keimzellen auf die andre Seite hinüber schliessen lässt.

Die weitere Entwicklung der Hoden-Anlagen zu Gonangien und Gonophoren beruht zunächst auf andauernder Vermehrung der Spermatoblasten bis auf Hundert und mehr und bis zu einem Haufen von 0,14—0,20 Mm. auf 0,05 Mm. Dicke. Die einzelnen Zellen dieser primären Hoden (Taf. VI, Fig. 1, *H*) messen dann etwa 0,02—0,012 Mm., sind also nicht kleiner geworden als sie in den ersten Anfängen des Organs waren trotz ihrer unausgesetzten Vermehrung. Gegen die Leibeshöhle sind sie durch eine einfache Schicht sehr niedriger Wimperzellen abgegrenzt. Einige Zeit nach Bildung einer solchen primären Hoden-Anlage zeigt sich über ihr eine auffallende Veränderung in dem Ektoderm. Die kleinen, polygonalen Zellen desselben wachsen in die Länge, richten sich auf, so dass sie beinahe senkrecht auf der Stützlamelle stehen und bilden so eine fast kreisrunde, gewölbte Kuppe, welche sich durch eine ringförmige bis auf die Muskelschicht einschneidende Ringfurche von dem benachbarten Ektoderm abgrenzt (Taf. VI, Fig. 3 u. Taf. VIII, Fig. 10, *EK*).

Diese Ektoderm-Kuppe hat die Aufgabe, das dicke und harte Perisarc zu durchbrechen. Man kann diesen merkwürdigen Process Schritt für Schritt verfolgen. Zuerst erhebt sich der centrale Theil der Kuppe halbkuglig und nun erscheint grade darüber eine Spalte im Perisarc (Taf. VII, Fig. 1). Von oben gesehen erscheint dieselbe uhrglasförmig, im optischen Querschnitt halbmondförmig; sie wird allmälig immer tiefer und bricht schliesslich nach aussen durch (Taf. VII, Fig. 2 u. 3). Dass es sich dabei nicht etwa um ein mechanisches Durchstossen, sondern um einen chemischen Auflösungsprocess handelt, geht daraus hervor, dass die Aussenfläche des Perisarcs nicht vorgewölbt wird und dass die feinen Parallel-Streifen des Perisarcs, welche der Schichtung desselben entsprechen, an der Spalte nicht ausbiegen, sondern einfach abbrechen (Taf. VIII, Fig. 4 von einem weiblichen Stock). Es muss also von den Zellen der Ektoderm-Kuppe eine Flüssigkeit abgesondert werden, welche im Stande ist das Perisarc aufzulösen. In der That sieht man auch in dem peripherischen Abschnitt dieser Zellen grosse Mengen einer hellen Flüssigkeit, zwischen welcher sich nur ein zartes Netz von Protoplasmafäden hinspannt, auch zeigt das querabgestutzte Ende der Zellen darauf hin, dass sie sich dem Perisarc im Leben dicht anschmiegen, während sie in gehärteten Präparaten meistens ein Wenig von ihm abstehen. Die chemische Zusammensetzung des abgeschiednen Sekretes lässt sich freilich nicht errathen. Das Perisarc besteht aus einer dem Chitin des Arthropodenpanzers verwandten, stickstoffhaltigen Substanz, einem Hornstoff, der sich selbst in concentrirten Säuren und Alkalien nur schwer und langsam löst. Ich habe mehrere Versuche angestellt und gefunden, dass das Perisarc des Stammes in concentrirter Schwefelsäure, Salzsäure und concentrirter Kalilauge fünf Tage lang völlig intact blieb. Erst nach einem Monat hatte sich das Skelett in Kali vollständig gelöst und in concentrirter Schwefel- und Salzsäure war es wenigstens zerfallen. Da häufig organische Körper von schwachen Lösungen stärker angegriffen werden als von starken, so legte ich Plumularien noch in Schwefelsäure von 1 %, von 0,1 % und von 0,01 %; ferner in Salzsäure von 2 %, von 1 % und von 0,1 %; in Kalilauge von 1 %; aber noch nach vier Wochen war das Perisarc ungelöst.

Besonders auffallend ist es, dass die oben schon besprochene innerste und jüngste Schicht des Perisarcs (*ps'*) von der secernirenden Ektoderm-Kuppe nicht aufgelöst wird, obwohl doch das lösende

Sekret durch sie hindurch passiren muss, um zu den verhornten Schichten zu gelangen. Die junge Perisarc-Schicht bleibt dabei vollkommen intact (Taf. VIII, Fig. 4) und bildet später die Hülle der Ektodermkuppe, wenn dieselbe sich nach vollendeter Durchbohrung des Perisarcs durch das kreisrunde, scharfrandige Loch nach aussen vorschiebt (Taf. VII, Fig. 2 u. 3, Taf. VIII, Fig. 10).

Bisher verhielt sich das Entoderm fast theilnahmlos, nun aber wölbt es sich nach aussen vor und wächst bald als ein kleiner, zuerst noch solider, bald aber hohler Zapfen in die Ektodermkuppe hinein. Damit ist denn eine zweischichtige Hohlknospe hergestellt, wie sie die Grundlage aller Coelenteraten-Individuen bildet. Zuerst nehmen an ihr die Keimzellen noch keinen Theil, werden vielmehr von den in die Knospe hineinwachsenden Epithelzellen zur Seite gedrängt und folgen erst später nach (Taf. VII, Fig. 4). Wenn die Gonangium-Knospe bereits 0,12 Mm. lang ist, strömen die Zellen der Hoden-Anlage wie eine im Fluss begriffene Masse langsam durch die enge Pforte des Perisarcs hinaus in die Knospe, langgestreckt, spindelförmig, solange sie sich durch die Enge hindurchzwängen müssen. Ich zweifle nicht, dass dabei aktive Bewegung der Zellen mit im Spiel ist, obwohl ich den Vorgang an der lebenden Knospe nicht verfolgt habe, nicht nur die veränderte Gestalt der Zellen spricht dafür, sondern es lässt sich die Zerstreuung der Zellen während ihrer Einwanderung und ihre spätere Concentrirung an dem einen Punkt, an welchem sich das Gonophor bildet, auf keine andre Weise erklären.

Uebrigens zeigen die männlichen Keimzellen schon sehr früh, unmittelbar nach ihrer Entstehung aus indifferenten Zellen nicht selten Erscheinungen, die auf eine, wenn auch geringe aktive Lokomotion schliessen lassen; sie sind häufig von unregelmässiger, in kleine Spitzen und Ausläufer ausgezogener Gestalt, und da sie zerstreut im Entoderm eines Stammgliedes entstehen, so fordert auch — wie oben schon angedeutet wurde — ihr Zusammentreten zu den Hoden-Anlagen die Annahme aktiver Ortsbewegung.

Zu erwähnen ist noch die Bildung der Gonotheca, der Perisarc-Kapsel des jungen Gonangiums. Es wurde gesagt, dass die durchbrechende Gonangienknospe die dehnbare jüngste Schicht des Stammes-Perisarcs vor sich her treibt. Diese genügt aber bei Weitem nicht zur Bildung der Gonotheca, sondern wird mit dem Wachsthum der Knospe zu einem immer dünneren Häutchen ausgezogen. Bald bemerkt man, dass sie den Weichtheilen der Knospe nicht mehr dicht aufliegt, dass vielmehr ein Zwischenraum zwischen beiden Theilen entstanden ist, der von einer hellen Gallerte erfüllt zu sein scheint (Taf. VIII, Fig. 8). Diese kann nur eine Ausscheidung derselben Ektodermzellen sein, welche vorher ein Lösungsmittel des Perisarcs ausgeschieden hatten, und diese Gallerte verdichtet sich nun allmälig zu neuen Perisarc-Schichten, die sich von innen her dem primären Perisarc-Häutchen auflagern. Die Verdichtung erfolgt rasch und in etwas älteren Gonangium-Knospen liegt das Ektoderm einem ziemlich dicken, aber noch weichen und hellen Perisarc dicht an (Taf. VII, Fig. 4, Taf. VIII, Fig. 11). Später nimmt dasselbe noch fortwährend an Dicke zu und muss noch lange Zeit weich und dehnbar bleiben, da das reife Gonangium immerhin drei bis vier Mal länger ist als eine solche Knospe.

Die weitere Ausbildung des Gonangiums schildere ich nur in den Hauptzügen. Die zuerst birnförmige Gestalt des Gonangiums plattet sich später etwas ab, so dass die eine Querachse um die Hälfte länger ist als die andere; in der Richtung der längeren Achse entwickelt sich das Gonophor. Schon bei Knospen von 0,3 Mm. Länge ziehen sich die Weichtheile von den Seitenwänden der Perisarc-Kapsel zurück und scheiden sich dadurch in das eigentliche Blastostyl und in die ambosförmige, hohle und doppelschichtige Deckenplatte (Taf. IX, Fig. 2 von einem weiblichen Gonangium). An der Stelle des Gonophors, an welcher sich die eingewanderten Zellen der Hoden-Anlage wieder gesammelt

haben, bildet sich jetzt eine blindsackartige Ausstülpung: das Gonophor. Ich war lange Zeit der Meinung, dasselbe enthielte die Sexualzellen in seinem Entoderm; dies ist jedoch nicht der Fall, vielmehr liegen dieselben ausserhalb der Stützlamelle im Ektoderm. Schnitte zeigen dies ganz unzweifelhaft. Allerdings könnte man aber zweifelhaft sein, ob die structurlose Membran zwischen Spadix und Spermarium die frühere Stützlamelle und nicht vielmehr eine Neubildung sei zur Stütze und Grenzmarke des Hodens. Es würde schwer sein, grade an dieser Art darüber ins Reine zu kommen, an der grösseren Plumularia halecioides aber soll weiter unten nachgewiesen werden, dass dem nicht so ist, dass vielmehr die Spermatoblasten schon im Beginn der Gonophoren-Bildung ins Ektoderm auswandern. An dieser Art wurde mir auch zuerst klar, dass die Gonophoren von Plumularia keine Sporophoren sind mit einfachem Ektoderm und Entoderm, sondern medusoide Gonophoren. Auf feinen Schnitten erkennt man auch bei Pl. echinulata, dass die Gonophoren-Hülle keine einfache ist, sondern aus mehreren, äusserst feinen Häuten besteht; wegen des Genaueren verweise ich auf die Darstellung bei der grösseren Art.

Im Laufe des Wachsthums schnürt sich das Gonophor mehr und mehr vom Blastostyl ab, wird gestielt und bekommt eine mehr eiförmige Gestalt mit geräumiger, von einfacher Entodermlage ausgekleideter Höhlung (Taf. VI, Fig. 2, *Gph*). Die Histogenese der Samenelemente wurde nicht im Einzelnen verfolgt; man sieht, wie die Zahl der Samenzellen sich mehr und mehr vergrössert, während ihre Grösse stetig abnimmt; zuletzt erkennt man auf Schnitten eine Unmasse kleinster Samenzellen, die zu radienförmig vom Spadix ausstrahlenden Schnüren angeordnet sind. Jede dieser Zellen wächst zum Spermatozoon aus.

Zur Zeit der Reife wird das Gonangium spitzer, die Deckenplatte, früher aus ungemein langen Zellen besonders des Ektoderms zusammengesetzt bildet sich zu einer trichterförmigen, dünnwandigen Vertiefung um, zu welcher das reife Gonophor hinaufwächst, um dann zu platzen und seine Tausende von winzigen Samenfäden in dichten Strom durch eine kleine Oeffnung in der Gonangium-Spitze nach aussen zu ergiessen. Die Samenfäden messen etwa 0,04 Mm. in der Länge und bestehen aus einem eiförmigen Kopf und einem sehr dünnen fadenförmigen Schwanz.

Bei Plumularia echinulata ist die Bildung eines zweiten Gonophors die Regel und sehr häufig findet man Gonangien, deren erstes Gonophor noch nicht entleert ist, während das zweite schon bedeutend heranwächst.

Diese zweiten Gonophoren bilden sich genau, wie die ersten mit dem einzigen Unterschied, dass die Hoden-Anlagen nur im Blastostyl selbst entstehen, nicht aber vom Stamm her einwandern. Ganz wie früher im Stamm, so treten jetzt im Entoderm des Blastostyls grössere, plasmareiche Keimzellen auf (Taf. VI, Fig. 1, *kz*), aus welchen dann durch Theilung linsenförmige Gruppen von Spermatoblasten (*spb*) entstehen (Taf. VI, Fig. 1). Zuweilen bilden sich solche Hodenanlagen in mehrfacher Zahl, manchmal sogar oberhalb des ersten Gonophors (Taf. VI, Fig. 2), obgleich sie sich dort nicht zum Gonophor entwickeln können, weil die jüngeren Gonophoren stets unterhalb der älteren hervorwachsen müssen, um von jenen nicht erdrückt zu werden. Wenn überhaupt einmal die Gonophoren-Bildung in einem Abschnitt des Stammes in vollem Gang ist, bildet sich im Coenosarc ein grosser Ueberschuss von Geschlechtsanlagen; nicht nur entstehen im Stamm, wo irgend noch Platz ist neue Hoden-Anlagen, sondern auch an den Seitenzweigen bis zum vierten Glied hinauf. Im Stamm und an den untern Pinnula-Gliedern bilden sich dann auch neue Gonangien, seltner an den höhern Gliedern der Pinnulae. Grade dort aber kann man dann die Bildung der primären Hoden im Entoderm sehr schön verfolgen, oft besser als am Stamm wegen der geringeren Dicke des Perisarcs. Zuweilen kommt

es übrigens auch dort noch zur Ausbildung von Gonangien und in einem Falle beobachtete ich, dass die Hoden-Anlage direkt zu einem von dünnem Perisarc umhüllten Gonophor auswuchs, ohne dass es zur Bildung eines Gonangiums kam, so dass also hier ein Pinnula-Glied die Rolle des Blastostyls spielte.

VI. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Die Eizellen bilden sich wie die männlichen Keimzellen im Entoderm des Stammes und der untersten Pinnula-Glieder. Ihre Entstehung ist leichter wahrzunehmen, als die der männlichen Geschlechtszellen wegen der scharfen morphologischen Charakterisirung der Eizelle, die sich schon früh ausbildet. Das eiförmige Keimbläschen mit hellem Inhalt und glänzendem, kugligen Nucleolus ist mit keinem andern Kern zu verwechseln und wenn man dazu noch den rein protoplasmatischen, von keinen Flüssigkeits-Vacuolen durchsetzten Körper der Eizelle mit in Betracht zieht, so kann im einzelnen Fall kaum ein Zweifel aufkommen, ob eine Zelle als Eizelle aufzufassen sei.

An gefärbten Präparaten ist es in der That auch leicht festzustellen, dass zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung das Coenosarc der Plumularia-Stöckchen in gewissen Regionen voll von Eizellen liegt und dass dieselben alle im Entoderm enthalten sind (Taf. VIII, Fig. 5, *ov*). Niemals aber ist das ganze Stöckchen gleichmässig mit Eizellen erfüllt, sondern wie bei den Männchen finden sich die Sexualzellen auch hier nur in einer bestimmten Region des Stockes: der Keimzone, die auch hier im obern Theil der aktuellen Gonangien-Region beginnt, sich bis nahe unter die Spitze des Stockes erstreckt und sich mit dem Wachsthum des Stockes nach oben verschiebt. Im obern Theil der Keimzone liegen die Eizellen zerstreut, im untern gruppenweise und diese Gruppen nehmen in der Regel gewisse, im Voraus bestimmbare Stellen der Stammglieder ein. So liegt fast ausnahmslos eine Gruppe von drei bis fünf Eizellen in der untern Wand jeder Hydrocladium-Basis (Taf. VIII, Fig. 3 *ov, ov*), zwei andere Gruppen liegen im Stamm schräg gegenüber dem Ursprung des Hydrocladium nach auf- und nach abwärts (Fig. 3 *ov', oo'*) u. s. w. An diesen Stellen entstehen die ersten Gonangien des betreffenden Stamm-Abschnittes, zwischen denen sich aber später noch viele andere einschieben können.

Wie bei den männlichen Stöcken, so gehören auch hier alle Geschlechtszellen mit ganz seltnen Ausnahmen der zooiden Fläche des Coenosarc-Rohrs an und wie dort sind dieselben nach ihrem Alter angeordnet, die ältesten und grössten Eizellen liegen im untern Theil der Keimzone, die jüngsten im obersten, auch kann es nicht zweifelhaft sein, dass sie im obersten Theil des Stammes entstehen. Wenn man von der Spitze des Stockes nach abwärts geht, so trifft man die successiven Stadien der Eibildung nacheinander an. Die obersten Stammglieder zeigen dasselbe Ansehen wie bei den männlichen Stöcken: eine Zusammensetzung des Entoderms aus nur einer Zellenart mit Geissel und stark tingirbarem Zellkörper; weiter unten nehmen die Zellen den Charakter gewöhnlicher Epithelzellen des Entoderms an und nun bemerkt man zwischen ihnen, und scheinbar wenigstens in Reih' und Glied mit ihnen einzelne stärker tingirbare Zellen (Taf. VII, Fig. 6 *A*). Ich hielt sie früher für die Vorstufen der etwas weiter unten im Stamm folgenden jungen Keimzellen, wie sie in Fig. 6 *B* abgebildet und durch zahlreiche Uebergänge mit unzweifelhaften jungen Eizellen (Fig. 6 *C*) verbunden sind, bin aber theils durch Erwägungen allgemeiner Natur, theils durch Beobachtungen an Plumularia halecioides in dieser Deutung unsicher geworden. Die Frage nach der Abstammung der im Entoderm sich differenzirenden Keimzellen beiderlei Geschlechtes soll deshalb erst bei dieser grösseren Art Besprechung finden. Die zuerst noch ganz vereinzelten Eizellen der höheren Stammglieder zeigen fast nie die einfach rundliche Gestalt der grösseren Eizellen, sondern sind fast immer in unregel-

mässige Spitzen und Ausläufer ausgezogen (Taf. VIII, Fig. 2). Ich halte dies um so sicherer für ein Zeichen amöboider Bewegung, als man in den darauf folgenden Stammgliedern die Eizellen zu kleinen Gruppen vereinigt findet (Taf. VIII, Fig. 3), glaube aber allerdings, dass man sich die Ortsbewegung der Eizellen nicht zu ausgiebig vorstellen darf; die abgerundete Gestalt aller grösseren (0,04—0,06 Mm.) Eizellen, vor allem aber ihre constante Lagerung an bestimmten Stellen des Stammes und die Uebereinstimmung in der Grösse bei den Eizellen eines bestimmten Stammglieds (Taf. VIII, Fig. 5 u. 11) beweisen, dass sie — einmal zu Gruppen gesammelt — lange Zeit an derselben Stelle verharren und erst dann wieder sich in Bewegung setzen, wenn es gilt in ein Gonangium einzuwandern. Ohne die Möglichkeit weiterer Wanderungen in Abrede zu stellen, wird man doch mit der Annahme nicht irren, dass in der Regel die in einem Stammglied entstandenen Eizellen auch in diesem bleiben. Die Vermehrung der Eizellen eines Stammgliedes geschieht nicht durch Theilung der Eizellen, sondern durch Neubildung, man findet noch ziemlich weit abwärts im Stamm (Taf. VIII, Fig. 1) neben grossen Eizellen auch noch junge im Entoderm (*ov*), sowie auch kleine, plasmareiche Zellen (*uei*), die sich von jungen Keimzellen nicht unterscheiden. Letztere gehören fast immer der antizooiden Fläche an.

Die Bildung der Gonangien findet immer grade über einer Eizellgruppe statt. Sie beginnt mit der Bildung einer Ektodermkuppe (Taf. VIII, Fig. 4 u. 6) und verläuft genau so wie bei den männlichen Stöcken. Die Hornschicht des Perisarcs wird aufgelöst, soweit sie in Contact mit dem Sekret der Ektodermkuppe kommt und diese selbst bricht nach aussen durch, gefolgt von einer blindsackigen Ausstülpung des Entoderms (Fig. 4—11). Zuerst rücken auch hier die Epithelzellen ein, während die Eizellen später und zwar zu verschiedner Zeit nachfolgen (Taf. VIII, Fig. 8 u. 11, Taf. IX, Fig. 1). Die Zahl der gleichzeitig einwandernden Eizellen schwankt zwischen einer und sechs (Taf. VIII, Fig. 5 u. 7). Da das erste Gonophor eines Gonangiums drei bis acht Eier enthält, so findet wohl meistens noch ein Nachschub von Eizellen statt. Dass die Einwanderung wesentlich auf Eigenbewegung der Eizellen beruht, leidet keinen Zweifel, das beweist schon die ganz verschiedne Lagerung der Eizellen zur Entodermkuppe, während sie doch nach der Einwanderung eine ganz bestimmte Lage im Blastostyl einnehmen und alle in dem einen Gonophor sich zusammenfinden.

Taf. IX, Fig. 2 zeigt den Beginn der Gonophor-Bildung, die Gliederung des Gonangiums in eigentliches Blastostyl (*Blst*) und in Deckenplatte und das Hervorwachsen der ersten drei Dornen (*Do*). Hier sieht man vollkommen deutlich, dass die Eizellen innerhalb der Stützlamelle liegen. Kurze Zeit darauf aber findet man sie ausserhalb derselben und ich kann bestimmt angeben, dass dies auf aktiver Auswanderung der Eizellen beruht; sie durchbohren die Stützlamelle und lagern sich auf ihre Aussenfläche, tiefe nischenförmige Einsenkungen des blasenförmigen Spadix veranlassend; zugleich schnürt sich das Gonophor an seiner Ursprungsstelle zu einem kurzen Stiel zusammen (Taf. IX, Fig. 3).

Während der Reifung der Eier verkleinert sich die Deckenplatte, das Ektoderm zieht sich aus den Dornen zurück und zwischen diesen muss sich eine Oeffnung bilden, durch welche die befruchtenden Samenfäden eindringen und später die Embryonen austreten können. Jedenfalls machen die Eier ihre Embryonal-Entwicklung im Gonangium durch. Sie liegen während derselben in der sehr dünn ausgezogenen Ektoderm-Hülle des Gonophors, während die Entoderm-Blase sich langsam zurückzieht und resorbirt wird (Taf. IX, Fig. 4). Für das Vorhandensein einer regelrechten Oeffnung spricht der Umstand, dass das Gonangium nach der Entleerung des ersten Gonophors noch nicht funktionsunfähig wird; dem ersten Gonophor folgt in der Regel ein zweites nach. Das Eizellen-Material zu

demselben scheint im Blastostyl selbst gebildet zu werden, ähnlich, wie dies auch bei den männlichen Keimzellen der zweiten Gonophoren bestimmt der Fall ist. Man findet im Entoderm des Blastostyls fast immer junge Eizellen (Taf. IX, Fig. 3, *ov'*) und häufig auch junge, noch nicht zu Eizellen differenzirte Keimzellen. Diese Thatsache scheint mir insofern von Interesse, als sie beweist, dass die coenosarcale Entstehung der Eizellen ihren Grund nicht etwa in besserer Ernährung haben kann, welche den Eizellen im Stamme geboten würde, dass die Ernährung im Blastostyl ebensogut ist und dass somit die Einrichtung der coenosarcalen Entstehung einen anderen Grund haben muss.

Zur Bildung eines dritten Gonophors kommt es jedenfalls nur sehr selten, wenn man auch öfters neben einem zweiten Gonophor noch Eizellgruppen im Blastostyl findet; die Gonangien sterben meistens vorher ab.

Nachschrift.

Plumularia echinulata gehört zu den Arten, welche *de Varenne* [1]) auf die Entstehung der Eizellen untersucht hat. Er gelangte im Ganzen zu ähnlichen Resultaten, wie ich sie in meinen früheren Mittheilungen dargelegt hatte, wenn man von einigen Irrthümern absieht, die sich durch seine ganze Untersuchung hinziehen, wie z. B. die Behauptung, dass die coenosarcalen Eizellen die Leibeshöhle begrenzen.

1) „Polypes Hydraires" p. 19.

29. Plumularia halecioides, *Alder*.

Mein Material dieser Art stammt aus dem Hafen von Marseille, wo ich es im Frühjahr 1878 zusammen mit Plum. echinulata gesammelt habe. Die Art ist bisher nur an der englischen Küste gefunden worden, die mir vorliegenden Stöckchen stimmen aber mit Ausnahme der weniger stark und tief geringelten Gonangien genau mit der Definition, welche *Hincks* [1]) und später *Kirchenpauer* [2]) gegeben haben; da *Hincks* indessen seine Beschreibungen und Abbildungen häufig nach getrockneten Exemplaren gemacht hat, so liegt hierin vielleicht der Grund der Differenz. Jedenfalls entfernen sich die Marseiller Stöckchen mehr von der im adriatischen Meer vorkommenden Anisocalyx pinnatifrons Heller, welche *Kirchenpauer* als var. adriata von Plum. halecioides bezeichnet; adriatica trägt 5 bis 10 Hydrotheken auf ihren Hydrocladien, während die brittische Pl. halecioides und auch die Marseiller Form deren nur 2 bis 4 tragen.

Ich bin erst sehr spät zur Untersuchung dieser Art geschritten, indem ich vorher die Untersuchung der in vieler Beziehung sehr günstigen Pl. echinulata für ausreichend zur Beurtheilung der Sexual-Genese dieser Gattung hielt. Erst als mir beim Ueberblicken der Gesammt-Resultate Zweifel aufgestiegen waren, ob auch wirklich die Keimzellen — wie es den Anschein hat — von Entodermzellen abstammen und nicht etwa von aussen einwandern, wandte ich mich zur Untersuchung dieser Art und meine Hoffnung, durch die hier etwas abweichenden Bau-Verhältnisse neue Aufschlüsse zu gewinnen, wurde nicht betrogen. Wenn auch keine absolute und direkte Entscheidung erzielt wurde, so trat doch das Wesentliche in dem Vorgang der Keimzellen-Differenzirung hier schärfer hervor und die überraschende Entdeckung eines deutlich ausgesprochenen medusoiden Baues der Gonophoren warf ein entscheidendes Licht auf die phyletische Geschichte der ganzen Familie. Es kann nun keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die heutigen Plumularien von Medusen-erzeugenden Hydroiden näher oder ferner abstammen und es ist nicht unmöglich, dass heute noch Plumulariden mit Medusenbrut leben.

Die Gonangien werden bei Plum. halecioides lange nicht so massenhaft hervorgebracht, wie bei P. echinulata, sind aber dafür sehr viel grösser. Sie sitzen zerstreut und unregelmässig dem Stamm an, meistens dessen untersten Theil, zuweilen aber auch einzelne weiter oben. Wie bei echinulata finden sich nie mehr als zwei Gonophoren gleichzeitig im Gonangium, von welchen das untere stets erheblich jünger ist als das obere.

---

1) „British Hydroids“ p. 306.

2) „Die Hydroidenfamilie Plumularidae“ II, p. 28.

Der Bau dieser Gonophoren zeigt an unverletzten Gonangien nichts Besonderes; es sind zuerst kuglige, später eiförmig gestreckte Blindsäcke, Ausstülpungen des Blastostyls, zwischen deren Ektoderm und Entoderm die Ovarien oder Spermarien liegen.

Beim Studium von Schnitten aber bemerkt man, dass die Gonaden nicht von einer einfachen Ektodermschicht umhüllt werden, zu der dann in weiterem Abstand noch die gemeinsame Gonophoren-Hülle, ebenfalls ektodermaler Natur kommt, sondern dass ausser jener Letztgenannten noch vier dünne zellige Hüllen die Gonaden umgeben.

Diese selbst, die Ovarien oder Spermarien liegen als dicker Mantel unmittelbar auf der Stützlamelle, welche den Spadix überzieht, während ihre Oberfläche von einem einschichtigen ektodermalen Epithel bedeckt wird, dessen einzelne Zellen im Laufe des Wachsthums immer weiter auseinander gedehnt werden. Bei den Ovarien erscheinen sie im Profil (auf dem Quer- oder Längsschnitt) dreieckig und senden einen langen, dünnen Fortsatz in die Spalte zwischen je zwei Eizellen hinein, der bis gegen die Stützlamelle hinunter läuft und dort meist mit einem ebensolchen Ausläufer einer ähnlichen Zelle zusammenstösst, die in der Tiefe des Ovariums auf der Stützlamelle Fuss gefasst hat (Taf. XXIV, Fig. 12). Die Eizellen liegen also unzweifelhaft mitten im Ektoderm. Bei den Spermarien fehlen diese Fuss-Zellen, und die oberflächlich gelegenen entbehren der Ausläufer. Diese Ektodermschicht entspricht ohne Zweifel dem Ektoderm des Manubriums einer Meduse.

Die nach aussen folgenden Häute sind drei, welche im Leben dicht aufeinander haften und durch einen Zwischenraum — der Glockenhöhle entsprechend — vom Manubrium getrennt werden. Auf Schnitten heben sie sich oft stellenweise voneinander ab und dann erkennt man deutlich, dass die äussere und innere von gleichem Aussehen sind, z. B. gewöhnlich stärker tingirt, während die mittlere blasser ist (Taf. XXIV, Fig. 12 *ekt, ekt', entl*). Die Dicke aller drei Häute zusammengenommen beträgt bei einem Gonophor von 0.22 Mm. Querdurchmesser etwa 0.006 Mm. Nicht leicht hält es, den Ursprung der mittleren Schicht, der Entoderm-Lamelle vom Grunde des Spadix festzustellen, doch ist es mir auf feinen, glücklich getroffenen Längsschnitten mehrmals gelungen. Die Homologie mit den drei Schichten der Medusenglocke unterliegt somit wohl keinem Zweifel. Vermuthlich bilden sich diese Hüllen unter Vermittlung eines Glockenkerns; um diesen aber auf Schnitten jüngster Gonophoren in richtiger Lage zu treffen, dazu gehört ein grösseres Material junger Gonangien, als es mir zu Gebote stand.

Ich wende mich zur Entstehungsgeschichte der Keimzellen.

Die Keimstätte der Geschlechtszellen liegt wie bei Pl. echinulata im Entoderm und zwar zunächst in dem des Stammes, später auch in dem der Blastostyle. Zerlegt man den Stamm einer weiblichen Kolonie, die sich grade vor oder im Beginn der Gonangien-Bildung befindet in Längsschnitte, so bemerkt man fast überall zwischen den Geisselzellen des einschichtigen Entoderms in grösserer Anzahl einzeln oder zu zweien nebeneinander geissellose, plasmareiche und stark tingirbare Zellen. Dies sind Keimzellen, wie der weitere Verlauf ihrer Entwicklung beweist. Sie unterscheiden sich in der Grösse nicht von den Epithelzellen, wohl aber durch ihren völlig homogenen, stark tingirbaren Zellkörper und durch den etwas stärker tingirbaren Kern. Dass sie keine Geissel tragen schliesse ich daraus, dass sie niemals die Leibeshöhle begrenzen, sondern immer durch eine oft nur dünne Schicht von Epithelsubstanz von ihr geschieden werden. Sie finden sich häufig nur auf der einen Seite des Entodermrohrs und diese ist dann stets aus höheren Epithelzellen zusammengesetzt, als die andere; sie vermehren sich durch Theilung, wie das nicht seltne Vorkommen von zwei Kernen in einer Zelle, sowie von zwei dicht aneinander gepressten gleichgrossen Zellen beweist.

Diese Keimzellen sind noch keine Eizellen, ihr Kern hat noch nicht die Beschaffenheit eines Keimbläschens und sie differenziren sich interessanterweise erst dann zu Eizellen, wenn sie bereits in ein Gonangium eingewandert sind und im Begriff stehen, in ein Gonophor einzurücken.

Bei männlichen Stöcken findet man dieselben Keimzellen an denselben Stellen. Es fragt sich nun, woher sie kommen, ob sie durch Umwandlung junger Entodermzellen entstehen oder von aussen her ins Entoderm gelangen? Beides ist möglich, denn es gibt Fälle (Physophoriden, Calycophoriden), in denen unzweifelhaft die Zellen des Entoderms selbst sich theilweise zu Geschlechtszellen differenziren, und es ist wenigstens für eine Art (Pachycordyle) fast zur Evidenz erwiesen worden, dass Ektodermzellen durch die Stützlamelle ins Entoderm eindringen können, um sich dort erst zu Geschlechtszellen zu differenziren.

Der erste Eindruck spricht durchaus für die erste Alternative; besonders in Flächenansicht scheinen diese Keimzellen so regelmässig eingefügt in den Bau des Entoderms und so genau die Stelle anderer Keimzellen auszufüllen, dass man der Idee eines Eindringens von aussen wenig Glauben schenken möchte. Auch stimmt die Grösse der Kerne und die der Zellen mit der der Epithelzellen des Entoderms. Das einzige Moment, welches dieser Auffassung entgegensteht, ist die erwähnte Lage derselben unter der geisseltragenden Oberfläche des Entoderms. Wenn die Keimzellen sich aus Epithelzellen differenziren, dann müssten Zwischenstufen zwischen beiden Formen angetroffen werden, vor Allem auch Keimzellen, die noch an der Begrenzung der Leibeshöhle Antheil nehmen. Auf sehr zahlreichen Schnitten mit Massen von Keimzellen war es mir aber nicht möglich, einen einzigen solchen Fall aufzufinden.

Es bleibt nun noch übrig, die entgegengesetzte Möglichkeit zu prüfen. Wenn Ektodermzellen ins Entoderm durchbrächen, um sich dort zu Keimzellen zu differenziren, so würde man zunächst erwarten müssen, an Grösse und Ansehen den Keimzellen ähnliche Zellen zu finden, vom Plasma-Reichthum des Zellkörpers natürlich abgesehen, da dieser eben ein Zeichen beginnender Differenzirung ist. Die grosse Masse der Zellen des meist vielfach geschichteten Ektoderms ist nun viel kleiner als die Keimzellen und hat auch viel kleinere Kerne, aber es kommen allerdings in geringerer Zahl auch grössere Zellen vor, deren Kerne mit denen der Keimzellen im Aussehen stimmen. Bei weiblichen Stöcken ist mir diese Aehnlichkeit weniger auffallend erschienen, bei männlichen aber ist sie es oft in hohem Grade. Wie bei Plum. echinulata bilden sich auch bei dieser Art in den Blastostylen älterer Gonangien Keimzellen aus und dort sah ich mehrfach ganz ähnliche, sogar schon plasmareiche Zellen aussen auf der Stützlamelle, wie sie als Keimzellen auf ihrer inneren aufsassen.

Eine Entscheidung kann nach diesen Befunden nicht getroffen werden, man muss erwarten, ob allgemeine Gründe, wie sie aus der Zusammenfassung alles Thatsächlichen hervorgehen könnten, ein entscheidendes Gewicht in die eine, oder in die andere Wagschale werfen werden.

Zum Schluss noch einige Worte über die Wanderungen der Keimzellen und die Entstehung der Gonophoren. Ganz junge Gonangien waren an meinen Stöcken zu selten, als dass ich die Bildung des ersten Gonophors hätte beobachten können. Dem ersten folgt indessen nach längerer Zeit ein zweites tiefer unten am Blastostyl nach und an diesem konnte ich auf Schnitten die Bildungsweise verfolgen.

Dass sie als blindsackartige Ausstülpungen der Blastostylwand entstehen, bedarf kaum der Erwähnung, wohl aber die auffallend grosse Anzahl von Eizellen und ihr niederer Differenzirungsgrad. Auf einem Schnitt eines jungen Gonophors zählte ich 52 Eizellen; nach ungefährer Schätzung ergäbe dies für das ganze Gonophor mindestens 200 Eizellen, da die Eizel-

len jetzt noch von sehr verschiedner und im Ganzen sehr geringer Grösse sind, die kleinsten nicht grösser als die Entodermzellen des Blastostyls. Wenn man sich erinnert, dass in einem Gonophor von Plumularia echinulata höchstens acht Eizellen liegen, die schon in beträchtlicher Grösse als wohl charakterisirte Eizellen in dasselbe einrücken, muss der Unterschied überraschen. Dazu kommt — wie oben schon angeführt wurde, dass die Keimzellen, solange sie im Blastostyl liegen, kaum schon als Eizellen bezeichnet werden können, erst unmittelbar vor ihrem Einrücken in das junge Gonophor differenzirt sich ihr Kern zum Keimbläschen und wächst ihr Körper bei einigen wenigstens etwas über das Mass der umgebenden Epithelzellen hinaus (Taf. XXIV, Fig. 11, *kz*). Nur beim ersten Gonophor verhält es sich anders, denn in ganz jungen, noch birnförmigen Gonangien ist das Entoderm ganz angefüllt mit Keimzellen und darunter sind mehrere wohl charakterisirte Eizellen. So verhält es sich, ehe noch die Trennung in Deckenplatte und Blastostyl eingetreten, ehe also noch irgend eine Anlage des Gonophors vorhanden ist, und es ist ganz interessant, dass die am meisten differenzirten Eizellen in der Kuppe des Gonangiums liegen, in dem Theil des Entoderms, der später zur Deckenplatte wird, so dass sie also — ähnlich wie bei Gonothyraea — von dort wieder herabsteigen müssen, um in das Gonophor zu gelangen.

Die Eizellen, welche ins zweite Gonophor einrücken, sind immer noch sehr klein und kürzlich erst differenzirt; in diesem Zustande wandern sie aus dem Entoderm des Blastostyls ins Ektoderm des Gonophors aus; sie nehmen also dann dieselbe Lage ein, welche die Gonaden bei zahlreichen niedern Medusen einnehmen: im Ektoderm des Manubriums. Dass eine wirkliche Auswanderung und nicht etwa eine blosse Abkapselung vom Entoderm stattfindet, wird nicht nur durch den oben beschriebenen Bau der Gonophoren, sondern auch dadurch bewiesen, dass man auf Schnitten junger Gonophoren einen Theil der Eizellen noch innerhalb der Stützlamelle findet, während ein anderer bereits ausserhalb derselben liegt (Taf. XXIV, Fig. 11).

Männliche Gonophoren dieses rasch vorübergehenden Stadiums sind mir auf meinen Schnitten nicht vorgekommen; da sich aber alle Lagerungsverhältnisse hier ebenso verhalten, wie bei den Weibchen, so kann ein Zweifel darüber nicht stattfinden, dass auch hier die Keimzellen durch die Stützlamelle hindurch ins Ektoderm des Manubriums auswandern.

Die im Ektoderm des Gonophors angelangten Eizellen liegen zuerst unregelmässig zwei- auch dreifach geschichtet übereinander (Fig. 11, *eiz*), allmälig und im Laufe des Wachsthums ordnen sie sich zuerst zu einer regelmässigen doppelten, noch später zu einfacher Lage (Fig. 12, *eiz*). Zugleich verschwinden die anfangs erheblichen Grössenunterschiede zwischen ihnen und sie nehmen eine sehr regelmässige scharf ausgeprägte Sechseck-Form an, zugleich aber vermindert sich auch ihre Zahl ganz bedeutend und sinkt von 150—200 auf 30—36 Eizellen herab. Ein Theil derselben löst sich also als Nährzellen auf, in der Weise, wie es auch bei Coryne, Pennaria und anderen Arten vorkommt. Es scheint hier die tiefe Schicht zu sein, welche diesem Schicksal verfällt, wenigstens sehe ich auf einem Schnitt durch ein junges Gonophor mit zwei regelmässigen Lagen von Eizellen, dass die untere aus plattgedrückten, kaum halb so grossen Zellen besteht, als die obere.

30. Antennularia antennina, *Linné.*

Diese grosse und schöne Plumularide findet sich im Golf von Neapel nicht selten, wenn auch nur in Tiefen von 40 Metern und mehr. Büschelweise stehen die fusslangen, schlanken, wenig oder gar nicht verzweigten Stämme beisammen, angewachsen auf Steinen, dem Felsen, todten und lebenden Muscheln, zuweilen selbst auf lebenden Krebsen, wie ich denn ein Exemplar auf dem Stirnstachel einer lebenden Maja fand. Mitten im Winter (November bis Januar) waren sie alle in voller geschlechtlicher Fortpflanzung begriffen und oft bis gegen die Spitze hin dicht mit Gonangien besetzt.

Die wirtelförmige Anordnung der Seitenzweige sowie das dicke und harte Perisarc machen die Gattung nicht grade zu einem besonders günstigen Objekt für das Studium der coenosarcalen Geschlechtszellen, ich habe deshalb auch darauf verzichtet, so ins Einzelne zu gehen, wie es bei Plumularia geschehen konnte, und mich darauf beschränkt, die hauptsächlichsten Thatsachen festzustellen. Immerhin war es von Werth, bei einer dritten, von den übrigen wesentlich abweichenden Plumulariden-Gattung über diese Hauptpunkte im Klaren zu sein.

Die Stöcke sind getrennten Geschlechts; sowohl weibliche als männliche Gonangien sitzen einzeln oder zu zweien und dreien in den Achseln der Seitenäste und zwar entspringen sie vom Basalstück des betreffenden Astes. In beiden Geschlechtern entwickelt sich in der Regel nur ein einziges Gonophor in jedem Gonangium, so dass es leicht den Anschein haben kann, als sei die ganze Geschlechtskapsel nur ein Gonophor mit Perisarc-Umhüllung. Dies kommt, wie ich oben gezeigt habe, in der That bei Plumularia zuweilen vor; hier aber lässt sich an jungen weiblichen Gonophoren ganz wohl das Blastostyl erkennen, von dem das Gonophor entspringt und welches an der umgebogenen Endkuppe des Gonangiums in der Deckenplatte endet (Taf. IX, Fig. 9). Im Laufe der Entwicklung schrumpft und verschwindet das Blastostyl und in den männlichen Gonangien scheint es von vornherein rudimentär zu bleiben. Die weiblichen Gonophoren und also auch Gonangien enthalten nur ein einziges Ei, welches hier seine Entwicklung bis zur Planula-Larve durchläuft.

Was die Entstehung der Geschlechtszellen betrifft, so bilden sich beide nicht in den Gonangien, sondern im Coenosarc und zwar, wie bei den andern Plumulariden, im Entoderm; die Keimstätte ist in beiden Geschlechtern eine entodermale. Für die Eizellen lässt sich dies am leichtesten feststellen.

Das Coenosarc hat bei Antennularia einen eigenthümlichen Bau, der schon von *Allman* erkannt worden ist; es besteht nämlich nicht wie bei der Mehrzahl der Hydroiden [1]) aus einem einzigen grossen

1) Zusammengesetzte Stämme kommen auch sonst vor, so z. B. bei Plumularia halecioides und Corydendrium, dort besitzt aber jedes Coenosarc-Rohr sein besondres Perisarc, sei es dass dieselben dann blos aneinander gelöthet oder, wie

Rohr, sondern aus mehreren, ja bis zu neun und mehr dünneren Röhren, die den Hohlraum des Stammes nicht ausfüllen, sondern peripherisch dem Perisarc anliegen und einen weiten centralen Hohlraum frei lassen (Taf. V, Fig. 3). Jede Röhre besteht aus einem Entodermrohr und einer Ektoderm-Umhüllung, doch ist die Letztere allen gemeinsam und verbindet sie zu einem gemeinsamen Ganzen. Nur dadurch wird die Abscheidung eines einzigen weiten Perisarc-Rohrs ermöglicht, während bei einer Zerspaltung auch des Ektoderms jede Coenosarc-Röhre auch ihr eignes Perisarcrohr abscheiden müsste. Die in dem gemeinsamen Ektoderm steckenden Entodermröhren anastomosiren vielfach unter spitzen Winkeln miteinander und gehen gegen die Spitze des Stammes hin in ein förmliches Geflecht über, welches allmälig auch den ganzen Centralraum ausfüllt, ein dichtes und unregelmässiges Netz verschieden dicker, sich verflechtender Stränge bildend.

In diesen Entoderm-Röhren entstehen die Eizellen anscheinend aus Entodermzellen und in Keimzonen, welche unterhalb der Knospungspunkte der Gonangien gelegen sind. Nur in dem obersten, noch keine Gonangien tragenden Stück des Stammes findet man eine mässige Anzahl von Eizellen im Entoderm, weiter unten sucht man vergeblich nach ihnen, da sie dort bereits alle in die Gonangien eingewandert sind. Wie bei Plumularia, so rückt auch hier mit dem Wachsthum des Stockes die Keimzone weiter nach oben, so zwar, dass sie stets in nahezu demselben Abstand von der Spitze bleibt. In der aktuellen Keimzone liegen die Eizellen einzeln und zerstreut, später aber sammeln sie sich an den Knospungsstellen der Gonangien und rücken in diese ein, sobald dieselben ein wenig herangewachsen sind.

Die männlichen Keimzellen haben ihre Keimstätte ebenfalls im Entoderm und ihre Keimzone nimmt die entsprechende Stelle im männlichen Stock ein. Unter den Knospungspunkten der Gonangien findet man auch hier — bevor das Gonangium hervorgewachsen ist — homogene, plasmareiche kleine Zellen zwischen den Epithelzellen des Entoderms eingekeilt, die nichts Anderes sein können als Keimzellen; etwas später liegen sie, zu Gruppen vereinigt, in der Basis des betreffenden Hydrocladiums, also genau an der Stelle, von welcher die Gonangium-Knospe sich erhebt.

Ueber die Abkunft der Keimzellen habe ich hier, der wenig günstigen Bauverhältnisse von Antennularia halber, keine eingehenden Forschungen angestellt. Die Lage der Keimzellen im Entoderm ist dieselbe wie bei Plumularia, und die Argumente, welche dort für eine Abstammung von eingewanderten Ektodermzellen vorgebracht wurden, werden auch hier geltend gemacht werden müssen, wenn auch wie dort nicht in endgültig entscheidendem Sinne.

Der Bau der oben schon erwähnten Gonophoren ist nicht so einfach, als er auf optischen Schnitten erscheint und als er nach solchen auf Taf. IX, Fig. 9 abgebildet ist. Wirkliche Schnitte haben mir später gezeigt, dass die weiblichen Gonophoren noch deutliche Zeichen medusoiden Baues an sich tragen. Die dünne Hülle, welche die Eizelle umgibt und welche auf Fig. 9 nur aus einer Lage von Ektodermzellen zu bestehen scheint, setzt sich in Wahrheit aus vier Schichten zusammen, nämlich aus der Entoderm-Lamelle und den zwei sie einschliessenden Ektodermlagen der Medusenglocke und aus einer dünnen ektodermalen Zellschicht, welche die Eizelle rundherum überzieht, entsprechend dem Ektoderm des Manubriums. Daraus geht zugleich hervor, dass die im Entoderm ins Gonophor einwandernde Eizelle, wie bei Plumularia, die Stützlamelle durchbohrt und sich ins Ektoderm lagert. In der That erkennt man auch ganz deutlich die Stützlamelle zwischen der Ektodermlage, welche die Eizelle umgibt, und den Spadix, so dass also die Lagerungsverhältnisse genau dieselben

bei Corydendrium, auch theilweise ineinander geschachtelt sind. Hier wird von einem gemeinsamen Ektoderm-Rohr ein einziges Perisarc-Rohr ausgeschieden und nur die Entoderm-Röhren sind in der Mehrzahl vorhanden.

sind wie bei Plumularia halecioides (Taf. XXIV, Fig. 12), mit dem einzigen Unterschied, dass dort das Gonophor eine grosse Zahl von Eizellen enthält, hier aber nur eine einzige. Auch ein ächter Spadix im Gegensatz zu dem einfachen Entodermschlauch der noch nicht medusoiden Knospe ist vorhanden und tritt bei glücklich geführten Längsschnitten als konische Verlängerung des Entodermschlauchs hervor, deren Anfang durch den Ursprung der Entoderm-Lamelle bezeichnet wird, und auf welcher die Eizelle gewissermassen reitet.

Bei den männlichen Gonophoren konnte ich keine medusoiden Hüllen, sondern nur eine einfache, sogar sehr dünne Ektodermhülle erkennen. Das Spermarium hat aber im Verhältniss zum Spadix dieselbe Lage, nämlich ausserhalb der Stützlamelle. Innerhalb des reifenden Hodens bemerkt man auf Schnitten oft scheinbare Lücken zwischen den Spermatoblasten, die meist netzförmig zusammenhängen und wohl nichts Anderes sind als ein netzförmiges Stroma aus wasserklaren Ektodermzellen bedeutenderer Grösse bestehend, wie sie z. B. von Opercularella lacerata auf Taf. XXIV, Fig. 3 abgebildet sind und wohl überall mehr oder weniger ausgebildet vorkommen. Man wird also auch von den Spermatoblasten wie von den Eizellen sagen können, dass sie ins Ektoderm eingebettet sind.

31. Aglaophenia pluma, *Linné.*

Meine Exemplare stammen alle aus dem Mittelmeer und zwar theils von der Riviera, theils von Neapel. An letzterem Ort befindet sich die Art den ganzen Winter hindurch in Fortpflanzung, wenn auch vielleicht weniger reichlich als im Frühjahr und Sommer. Grade solche Exemplare aber, die nur ein oder zwei Corbulae tragen, eignen sich besser zu Beobachtungen über die Entstehung der Geschlechtsprodukte, als solche die mit vielen Corbulae beladen sind. Ohnehin erschweren die grösseren Stöckchen schon durch ihr viel dickeres und dunkleres Perisarc den Einblick in ihre zelligen Elemente.

Die histologischen Verhältnisse schliessen sich, soweit ich sie kenne, sehr eng an die der Plumularien an.

Die allgemeinen Geschlechtsverhältnisse sind bekannt. In der Form sind die Corbulae bei beiden Geschlechtern gleich, und *Allman* hat gezeigt, dass sie eigenthümliche und schon in ihrem ersten Ursprung modificirte Seitenzweige des Stammes (Pinnae oder Hydrocladien) sind. Während die Hydranthen in die eigenthümlichen bauchigen Leisten umgewandelt sind, welche wie die Rippen eines Schiffes sich nach oben biegen und dort miteinander in der Mittellinie verwachsen, bilden die Glieder des Zweiges selbst die Basis, von welcher zwei Reihen von Gonangien entspringen und zwar zuerst die proximalen, später die distalen. Am Grund des Corbula-Zweiges sitzt stets ein Hydranth und dieser ist schon längst voll entfaltet vorhanden, ehe noch die Corbula sich ausbildet. Ueberhaupt ist es bemerkenswerth, dass der Corbulazweig sich zwar als ein kleiner Stumpf anlegt, wenn die Kolonie über seine Ursprungsstelle hinaus wächst, dass er aber lange Zeit auf dieser rudimentären Stufe verharren kann, während die Zweige über ihm längst völlig ausgewachsen sind. Bei oberflächlicher Betrachtung glaubt man, es sei ein Seitenzweig abgebrochen, der scheinbare Stumpf ist aber die Anlage eines Geschlechtszweiges.

Die Geschlechtszellen, männliche sowohl als weibliche, entstehen im Coenosarc des Stammes in einer Keimzone, die sich unter der Anlage eines Corbulazweiges bildet. An winterlichen Stöcken sind diese Keimzonen nur von geringer Ausdehnung, während ich an solchen aus dem Frühjahr zuweilen den mittleren Theil des Stammes mit Eizellen ganz angefüllt fand (Taf. VI, Fig. 4). Bei beiden Geschlechtern liegen die Sexualzellen stets im Entoderm.

Sobald der Geschlechtszweig hervorwächst, treten auch die im Stamm aufgespeicherten Geschlechtszellen in ihn hinein und man findet dann das Entoderm des kleinen kurzen Stumpfes angefüllt mit Eizellen oder Samenbildungszellen.

In dem jüngsten Stadium, welches ich kenne (Taf. IX, Fig. 5) und welches bedeutend jünger

ist als das von *Allman* abgebildete [1]), besteht der ganze Geschlechtszweig aus einem Hydranthen (auf der Abbildung weggelassen) und einem kurzen, mit zwei Nesselkelchen besetzten Stumpf. In diesem finden sich bis gegen die Kuppe hin Eizellen (*ov*) oder Samenbildungszellen im Entoderm. Besonders an ersteren lässt die verschiedne und im Ganzen geringe Grösse keinen Zweifel darüber, dass sie in der Nähe entstanden sind; oft liegt auch noch eine Anzahl von Eizellen im Entoderm des Stammes unmittelbar vor der Abgangsstelle des Corbula-Astes. In der männlichen Corbula-Anlage bemerkt man, besonders leicht, wenn sie schon etwas älter ist und aus zwei Gliedern besteht, eine ziemlich dicke Schicht grösserer und kleinerer stark lichtbrechender und stark tingirbarer Zellen im Entoderm. Auf der Abbildung (Taf. IX, Fig. 6, *II*) hat es fast den Anschein, als fehlten die eigentlichen Epithelzellen des Entoderms. Dies hat indessen sicherlich seinen Grund nur darin, dass der Unterschied zwischen ihnen und den Keimzellen auf dem optischen Schnitt nicht deutlich zu erkennen war.

Die weitere Entwicklung besteht in einem Längenwachsthum des Corbula-Astes, verbunden mit Gliederung desselben und Hervorwachsen der Seitenrippen. Von der innern Fläche der Basis dieser Letzteren erheben sich die Gonangien. Das Uebrige ist bekannt; jedes weibliche Gonophor enthält nur ein Ei und hat auch von vornherein nur eine Eizelle enthalten, um welche sich der Spadix, ähnlich wie bei Eudendrium, herumschlingt. Die männlichen Gonophoren sind birnförmig mit gradem Spadix, wie *Allman* [2]) bereits gezeigt hat. Die Perisarc-Scheide derselben ist sehr dünn und zart und in jedem der birnförmigen Gonangien entwickelt sich nur ein Gonophor, welches das Blastostyl sehr bald verdrängt und die Gonotheca ausfüllt. Medusoiden Bau konnte ich bei diesen Gonophoren nicht nachweisen, doch liegt sowohl die Eizelle als das Spermarium ausserhalb der Stützlamelle und ist von dünner Ektodermlage eingehüllt.

---

1) Tubulariden, p. 60, Holzschnitt 30, *A*.
2) ebendaselbst p. 61.

Siphonophoren.

Bei den hier folgenden Untersuchungen über Siphonophoren habe ich mich ganz auf die Entstehung der Geschlechtszellen und ihrer Träger, der Gonophoren, beschränkt. Ueber den Bau der Kolonien im Ganzen sowie der einzelnen Anhänge geben die vortrefflichen und umfassenden Beobachtungen von *Gegenbaur*, *Leuckart*, *Kölliker* und *Vogt*, sämmtlich aus dem Anfang der fünfziger Jahre, später dann das grosse Werk von *Huxley* so gründlichen Aufschluss, dass den späteren Nachfolgern auf diesem Gebiet nur eine bescheidene Nachlese übrig blieb. Anders mit der Entwicklungsgeschichte und dem histologischen Bau, welche beide erst durch die neueren Untersucher *Haeckel*, *Mecznikow*, *P. E. Müller*, *Claus* und *Chun* in Angriff genommen worden sind. Eine speciell auf die Herkunft der Geschlechtszellen gerichtete Untersuchung lag bis jetzt nicht vor, vielmehr nur einzelne Bemerkungen und Beobachtungen, die aber — wie sich zeigen wird — den wahren Thatbestand nicht enthüllten. Es ist dies sehr begreiflich, da bei dem ausserordentlich vielgestaltigen und reichen Organismus der Siphonophoren die Aufmerksamkeit allzu leicht abgelenkt wird und eine Arbeitstheilung, eine Concentrirung auf den bestimmten Punkt beinahe unerlässlich ist.

Ich habe nicht blos die in Folgendem abgehandelten Arten auf ihre Geschlechtsverhältnisse untersucht, sondern noch eine Reihe von andern Arten. Da indessen die Untersuchung derselben nicht so vollständig zum Abschluss gebracht werden konnte, theils wegen minder reichem Materials, theils wegen einer grade für die zu eruirenden Fragen ungünstigeren Beschaffenheit des Baues, so habe ich von ihrer Mittheilung ganz Abstand genommen. Es konnte dies um so leichter geschehen, als sie den ohnehin schon doppelt vertretenen Gruppen der Calycophoriden und Physophoriden angehörten und diese eine vollständige Uebereinstimmung in der Entstehungsgeschichte der Sexualzellen zeigten. Ich glaube deshalb, dass die erhaltenen Resultate für die beiden genannten Gruppen allgemeine Gültigkeit beanspruchen dürfen. Von den Discoideen wurden die Geschlechtsknospen wenigstens bis zu ihrer Loslösung verfolgt, von Physalien dagegen, welche im Mittelmeer nur ausnahmsweise vorkommen, konnte ich mir weder frisches noch hinreichend gut conservirtes Material verschaffen.

32. Hippopodius neapolitanus, *Kölliker*.

I. Allgemeines.

Diese im Golf von Neapel, wie überhaupt im Mittelmeer sehr häufige Siphonophore eignet sich vortrefflich zum Studium der Geschlechtsverhältnisse. Sie hat vor den Diphyiden den Vortheil voraus, monoecisch zu sein und sehr früh geschlechtsreif zu werden. *Leuckart* bemerkt darüber ganz richtig: „Die ersten Spuren der Geschlechtsanhänge lassen sich schon zu einer Zeit unterscheiden, in der die nebenstehenden Magensäcke noch ohne Mundöffnung und ausgebildete Nesselknöpfe sind.“ Ein weiterer Vortheil liegt darin, dass man weibliche und männliche Gonophoren in demselben Schnitt dicht nebeneinander erhalten kann, denn die kleinen Geschlechtsträubchen bestehen an meinen Exemplaren regelmässig aus einem an der Spitze stehenden weiblichen und zwei darunter folgenden männlichen Gonophoren, und zwar ist erstere in der Entwicklung weiter voran als die Letzteren (Taf. XX, Fig. 9). Wenn *Leuckart* gegen *Kölliker* hervorhebt[1]), dass bei Hippopodius „niemals männliche und weibliche Anhänge in derselben Gruppe vereint“ vorkommen, so kann ich mir diese Differenz nur dadurch erklären, dass *Leuckart* eine andre Art untersucht hat als *Kölliker* und ich. Dafür spricht auch die Abbildung, welche *P. E. Müller*[2]) von einer Geschlechtstraube von H. luteus Vogt gibt, in welcher in der That keine männlichen Gonophoren, wohl aber eine grössere Zahl weiblicher von verschiednen Stadien enthalten sind, ganz so, wie es *Leuckart* für seine Form beschreibt. Damit würde denn die alte Streitfrage nach der Artberechtigung der beiden Mittelmeerformen: H. luteus, Vogt und H. neapolitanus, Kölliker von Neuem in Fluss gebracht sein[3]). Denkbar wäre es freilich, dass die Zahl und Stellung der Geschlechtsorgane bei ein und derselben Art variierten, allein im Allgemeinen schwanken diese Verhältnisse grade bei Siphonophoren nicht so stark. Uebrigens stimmt auch *Kölliker*'s Darstellung und Abbildung[4]) nur insoweit mit meinem Befund, als beiderlei Geschlechts-Individuen zu derselben Stammgruppe gehören; sie entspringen aber nicht an gemeinsamem Stiel.

1) Zool. Untersuch. p. 37.

2) Nogle Siphonophorer, Tab. III, Fig. 1.

3) *Leuckart* sagte darüber 1854: „Wenn man die Abbildungen“ — des Hippopodius von *Kölliker* und von *Vogt* — „vergleicht, so sollte man meinen, dass sie zwei verschiedne Arten zur Untersuchung gehabt hätten.“ Er führt nun die Unterschiede auf, derenthalben er selbst früher der Ansicht gewesen war, „dass man dieselben als zwei besondere Arten unterscheiden könne“, gibt aber diese Ansicht auf, nachdem er sich durch die Untersuchung zahlreicher Exemplare überzeugt hatte, „dass sich die scheinbaren Verschiedenheiten durch Zwischenformen auf das Vollständigste ausgleichen“. Siehe: Zur näh. Kenntn. Siph. Nizza, Arch. Naturg. 1854, p. 300.

4) „Schwimmpolypen von Messina“, Leipzig 1853, Taf. VI, Fig. 3.

II. Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen.

Ueber die Entstehung der weiblichen Geschlechtszellen von Hippopodius liegen die genauen und eingehenden Untersuchungen von *P. E. Müller* vor, deren Resultate nur durch die ausschliessliche Beobachtung an lebendem Material in Etwas getrübt wurden. *Müller* leitete — wie seine Vorgänger — die Eizellen aus dem ektodermalen Glockenkern ab, der hier, wie bei allen Siphonophoren, die Bildung des Medusoids vermittelt; er glaubte die erste Entstehung der Eizellen im Ektoderm des Manubriums beobachtet zu haben, indem er an jüngeren Geschlechtsknospen den Spadix von einer ganz homogenen, klaren Substanz umhüllt (a. a. O. Tab. III, Fig. 1, *b*) fand, an deren Stelle in älteren Knospen Eizellen traten. Er deutete dies dahin, dass die erste Anlage der ganzen Gonade ein homogenes Plasma sei, welches sich dann allmälig in Zellkörper spalte (a. a. O. Tab. III, Fig. 1, *d*), in denen zuletzt je ein Keimbläschen entstehe. Dies ist insoweit richtig, als die Eizellen in den Stadien, welche *Müller* beobachtete, wirklich im Ektoderm des Manubrium liegen, allein sie entstehen weder auf die vermuthete Weise noch auch an diesem Orte; sie entstehen vielmehr im Entoderm und aus Entoderm-Elementen und wandern erst in einem späteren Stadium ins Ektoderm aus.

Wenn man eine gut gehärtete und gefärbte Kolonie von Hippopodius in Schnitte zerlegt, so erhält man am oberen Stammende in der Nähe des Vegetationspunktes der Individuengruppen nicht selten die jüngsten Stadien von Geschlechtsknospen als schwache Ausbuchtungen eines vom Stamm entspringenden doppelwandigen Blindsackes, der nichts Anderes ist als der Stiel der späteren kleinen Gonophoren-Traube, d. h. das Individuum, welches die Geschlechtsknospen hervorbringt. Das Ektoderm solcher Knospen ist einschichtig und nur dünn, das Entoderm aber zeigt zwei bis drei Schichten heller grosskerniger Zellen übereinander. Die innerste Schicht wird vermuthlich Geisseln tragen, was an Schnitten nicht zu erkennen ist, dem Anschein nach aber verhalten sich alle Schichten gleich und unterscheiden sich nicht von den jungen Entodermzellen der Nachbarschaft (Taf. XX, Fig. 3, *Gph* 2). Erst später erfolgt ihre äusserlich kenntliche Differenzirung in Geschlechts- und Epithelzellen.

Das erste Zeichen sexueller Differenzirung besteht darin, dass einzelne der Entodermzellen der Gonophoren-Knospe ein matteres, plasma-reicheres Aussehen zeigen und sich stärker färben als die übrigen (Taf. XX, Fig. 1). Bald folgt auch die Umwandlung des Kerns zum Keimbläschen. Zunächst liegen die jungen Eizellen noch in zwei Schichten übereinander, wenn auch nicht überall, und die blasigen, hellen Epithelzellen sind unregelmässig zwischen ihnen eingesprengt, so dass einige an die Stützmembran, andere an die Leibeshöhle anstossen, nicht selten auch bilden Eizellen die Begrenzung der Leibeshöhle, was später nicht mehr vorkommt. Ich hebe dies hervor, weil es im Gegensatz steht zu dem Verhalten der Eizellen bei Hydropolypen mit entodermaler Keimstätte. Erst allmälig ordnen sich die Eizellen einschichtig an und werden von den Epithelzellen gegen die Leibeshöhle hin überwachsen (Fig. 2). Diese Epithellage ist anfangs noch dünn und wird erst später zu einem dichtgedrängten Cylinderepithel; nur in der Spitze der Knospe bildet sich jetzt schon ein solches aus; hier weichen die Eizellen nach beiden Seiten auseinander und machen einem epithelialen Gewölbe Platz, der Entodermkuppe (*entk*).

Erst jetzt, nachdem die Eizellen so geordnet und bis zur Grösse von 0,04 Mm. herangewachsen

sind, bildet sich grade über dem Gewölbe des Entoderms eine Ektoderm-Wucherung: der Glockenkern (Fig. 2, *Glk*). Er ist zuerst, wie gewöhnlich, völlig solid, drängt sich in die Entodermkuppe ein, spaltet sich und wird zur flachen, linsenförmigen Blase (Fig. 3, *Glk*). Seine weiteren Schicksale sind die bekannten; er veranlasst die Bildung der primären (doppelwandigen) Entodermlamelle (Fig. 3, *entl*), aus der dann später vier Radiärkanäle und ein Ringkanal hervorgehen. Nur in Bezug auf die Geschlechtsprodukte leistet der Glockenkern hier weniger als bei den meisten Medusen, indem er dieselben nicht aus sich hervorgehen lässt. Dennoch kommen sie in ihn zu liegen, denn die Eizellen bleiben nicht im Entoderm, dem Ort ihrer Entstehung, sondern sie wandern in den Glockenkern aus und zwar in das innere Blatt desselben, welches später zum Ektodermbeleg des Spadix wird und mit diesem zusammen das Manubrium der Meduse bildet.

Dass dem so ist, davon kann man sich an Schnitten mit aller Bestimmtheit überzeugen. So sieht man in Fig. 3 den Beginn dieser Wanderung; eine der vom Schnitt getroffenen Eizellen liegt in der Entoderm-Kuppe (*eiz'*) und eine andere, auf dem Schnitt nur am Rand getroffene (*eiz''*) ist schon bis in den Glockenkern vorgedrungen. Mehrere ähnliche Schnitte zusammengehalten liessen den ganzen Wanderprocess in seinen verschiednen Stadien übersehen. Fig. 4 stellt eines der späteren Stadien dar; der Schnitt ist kein reiner Längsschnitt, sondern etwas schräg gefallen, so dass der proximale Theil des Gonophors geschlossen erscheint. Die Entodermkuppe (*entk*) enthält augenblicklich keine Eizelle, aber zwei der noch im Entoderm liegenden Eizellen sind dicht an sie herangerückt (*eiz*) und vier Eizellen des Schnittes (*eiz'*) befinden sich bereits im Glockenkern (*ekt''*) und treiben dessen Wand so stark vor, dass die Höhle der Glocke (*GlH*) nur als schmaler Spalt erscheint. Die Glockenwand (*Glw*) weist hier bereits die Grundlage der Medusenstructur auf, die Entodermlamelle (*entl*) und zwei Ektodermlagen (*ekt* u. *ekt'*).

Noch während die Eizellen in das Ektoderm überwandern, beginnt die Entodermkuppe zu wachsen und sich zum Spadix zu erheben. In dem Masse, als dies geschieht, gewinnen die im Glockenkern liegenden Eizellen an Platz, ordnen sich wieder zu einfacher Schicht an, und wenn der Spadix eine gewisse Höhe erreicht hat, bietet das Gonophor wieder ein ganz ähnliches Bild wie vor der Auswanderung der Eizellen (Fig. 5): eine epithelartig angeordnete Entodermschicht, um welche sich ein Mantel von Eizellen lagert. Der Unterschied liegt — abgesehen von der inzwischen gebildeten Medusenglocke — darin, dass jetzt die Eizellen nur scheinbar im Entoderm selbst liegen, in Wahrheit aber ausserhalb desselben im Ektoderm-Mantel des Manubriums. Längs- wie Querschnitte geben darüber vollkommne Sicherheit. Allerdings gewährt die Stützlamelle allein kein sicheres Criterium mehr der Grenze zwischen beiden Körperschichten, denn sie ist von Anfang an in den Gonophoren dünn und jetzt bereits so dünn geworden, dass sie auch bei starker Vergrösserung nicht mehr als doppelter Contur erscheint. Am unverletzten Schnitt ist es deshalb nicht möglich, Entoderm und Ektoderm des Manubriums voneinander abzugrenzen, wenn man aber solche Stellen ins Auge fasst, an welchen durch einen Riss die Zellhäute sich von den Eizellen abgehoben haben, gelingt diese Abgrenzung. Man sieht dann, dass zuerst das Entoderm sich zwischen den einzelnen Eizellen eindrängt (Fig. 5 u. 6), sie auseinander treibt und schliesslich förmliche Follikel um sie bildet, an denen nur die Aussenwand fehlt. Diese wird durch das Ektoderm gebildet (Fig. 8) und die Eizelle liegt also im Ektoderm, obgleich sie im grössten Theil ihres Umfangs an Entodermzellen grenzt; sie liegt ausserhalb der unsichtbar gewordenen Stützmembran und die Sache verhält sich also hier umgekehrt wie z. B. bei den Gonophoren von Corydendrium, wo das Bild ein ganz ähnliches ist, wo aber die Eizellen innerhalb der Stützmembran liegen und vollständig vom Entoderm umhüllt werden, wenn auch an

ihrer äussern Seite nur durch eine sehr dünne Membran. Physiologisch wird dieser morphologische Unterschied sicher ganz ohne Bedeutung sein, auch bei Hippopodius umgeben die Entodermzellen das Ei so eng, als ob dasselbe im Entoderm selbst läge.

Besonders durch die Beobachtungen von *P. E. Müller* ist es bekannt geworden, dass beim weiteren Wachsthum des Gonophors sich ein Glockenmund innerhalb des Ringkanals bildet und dass nun das mit Eizellen beladene Manubrium, immer stärker anschwellend, durch den Glockenmund hervortritt und weit über denselben hinauswächst. Schnitte durch dieses Stadium lehren, dass die Eizellen nun weiter auseinander rücken, sehr stark in das weite Lumen des Manubriums vorspringen, während die umhüllende Entodermkapsel immer dünner wird (Fig. 9). Zuletzt umwächst die Glocke wieder das im Wachsthum vorangeeilte Manubrium und nun sind die Entoderm-Follikel, welche die einzelnen Eizellen umgeben, zu ganz dünnen Membranen geworden, in welchen die Kerne oft in weitem Abstand voneinander liegen.

Die Reifung des Eies, die Metamorphose des Keimbläschens, welches auch hier vorher an die Oberfläche steigt, ist bereits von *Müller* gesehen, wenn auch irrig gedeutet worden; was er für eine Mikropyle hielt, durch welche die Samenfäden eindringen sollten, ist keine wirkliche Oeffnung, sondern nur eine durch den Richtungskörper veranlasste hügelige Auftreibung des sehr dünnen und schwer wahrnehmbaren Ektodermüberzuges des Manubriums, wie denn auch die Körperchen, welche er für umgewandelte Spermatozoen nahm, die Richtungskörperchen selbst sind.

III. Entstehung der männlichen Geschlechtszellen.

Auch hier liess sich die Entstehung der Sexualzellen aus jungen Entodermzellen mit voller Sicherheit erkennen. Die jüngsten Gonophor-Knospen (Taf. XX, Fig. 3, *Gph* 2) zeigen ein Entoderm, welches aus mehreren Lagen dicht zusammengedrängter und dem Aussehen nach ganz gleichartiger junger Zellen besteht; sie ähneln durchaus den jüngsten weiblichen Knospen und sind in der That nur durch ihre Stellung unterhalb des weiblichen Gonophors als männlich zu erkennen.

Etwas später tritt dann, wie bei den weiblichen Gonophoren eine Differenzirung von Sexual- und Epithelzellen ein; die Mehrzahl der Entodermzellen wird reicher an Protoplasma und bekommt einen grösseren, wenn auch noch nicht besonders stark tingirbaren Kern, der sich jetzt sehr wohl von den tief rothen Kernen der hellen, wässrigen Epithelzellen unterscheidet. Der Querschnitt (Taf. XX, Fig. 11) lässt erkennen, dass die Spermatoblasten zu Anfang nicht blos in der Tiefe der Stützmembran liegen, sondern dass sie wie die jungen Eizellen zum Theil die Leibeshöhle begrenzen. Auch in späteren Stadien ist dies noch der Fall, so auf dem Längsschnitt Fig. 10.

Unmittelbar auf dieses Stadium folgt dann das von Fig. 12, wo die Spermatoblasten sich in die Seitenwand des Gonophors zusammengedrängt haben, während an der Spitze sich das regelmässige, epitheliale Gewölbe der Entodermkuppe (*entk*) ausgebildet hat, genau so, wie bei den weiblichen Gonophoren. Ueber denselben liegt schon die Anlage des Glockenkerns (*Glk*), die nun sehr bald als Hohlknospe die Entodermkuppe gegen die Leibeshöhle vortreibt (Fig. 13, *Glk*). Sobald ihre Wandung sich zum Sack geschlossen und der Hohlraum sich zur Linsenform ausgeweitet hat, beginnt nun ein ganz ähnlicher Process der Wanderung, wie er oben für die Eizellen beschrieben wurde: die männlichen Keimzellen wandern aus der Seitenwand der Geschlechtsknospe in den Glockenkern aus. Auf dem Längsschnitt Fig. 9 Taf. XXI sieht man bereits eine dicke Lage von Sexualzellen in der Bodenschicht (dem innern Blatt) des Glockenkerns eingebettet (*Ho*), und zwei Spermatoblasten, welche grade darunter in der Entodermkuppe (*entk*) liegen, zeigen an, welchen Weg

diese Zellen auf ihrer Wanderung eingeschlagen haben. Der grösste Theil der Keimzellen liegt noch am Ort seiner Entstehung: in der Seitenwand des Gonophors, unterhalb des Ursprungs der Radiärkanäle (*rad*), doch zieht sich die Spermatoblastenschicht ziemlich hoch hinauf und dort zwischen den Radiärkanälen muss die Wanderung in die Entodermkuppe vor sich gehen.

Etwas weiter ist die Spermatoblasten-Wanderung auf dem Schnitt Taf. XXI, Fig. 10 vorgeschritten. Die Glockenhöhle hat an Weite zugenommen, die Spermatoblasten des Glockenkerns bilden eine grössere Masse (*Ho*) und die Entodermkuppe (*entk*) hat begonnen, sich zum Spadix (*sp*) emporzuheben. Immer aber befindet sich noch eine bedeutende Zahl von Keimzellen in der Seitenwand des Gonophors (*spb*).

Auf Fig. 11 hat der grösste Theil der Spermatoblasten seine Wanderung schon beendet und umgibt als massiger Hoden (*Ho*) den bereits bedeutend emporgewachsenen Spadix (*sp*). Nur wenige Spermatoblasten liegen noch in der untern Wand des Radiärkanals (*spb*), die Glockenhöhle hat sich noch mehr erweitert (*GHl*) und die Glockenwand ist relativ dünn geworden. Sehr bald verschwinden dann auch die letzten Spermatoblasten aus der Wand der Radiärkanäle, der Spadix, dessen Spermatoblasten-Mantel sich rasch verdickt, wird birnförmig und die Glockenwand verdünnt sich mehr und mehr. In diesem Stadium sind die vier Radiärkanäle besonders auf Querschnitten oft sehr schön zu sehen, manchmal aber scheinen sie zu fehlen (Fig. 12 *A*), die Entodermlamelle der Glocke ist deutlich vorhanden, aber nirgends zeigt sich in ihr eine Spaltung in zwei Blätter und Bildung eines Lumens; dagegen erkennt man völlig deutlich den dünnen Ektoderm-Ueberzug des Hodens (Fig. 12 *B, ekt''*) und die drei Schichten der Glockenwand.

Die weitere Entwicklung der männlichen Gonophoren habe ich nicht im Genaueren verfolgt; sie besteht hauptsächlich in einem bedeutenden Wachsthum, verbunden mit der Umwandlung der Spermatoblasten zu Spermatozoen; zugleich bildet sich ein Glockenmund. Die reife Samenmasse sieht weiss aus und wird — wie *P. E. Müller* schon beobachtete — durch Reissen „der dünnen Membran" des Manubriums frei, um wie eine Wolke sich im Wasser zu vertheilen und die Kolonie zu umgeben. An Kolonien, welche reife Eier trugen, fand ich stets auch reife männliche Glocken.

33. Galeolaria aurantiaca, *Vogt.*

Diese der Gattung Praya nahe verwandte Siphonophore ist nur durch die einzige von *Vogt*[1]) zuerst bei Nizza aufgefundene und beschriebene Art G. aurantiaca bekannt. Im Golf von Neapel gehört sie zu den seltneren Formen, wenigstens kam sie mir im Winter 1881—82 nur in etwa zehn Exemplaren zur Untersuchung. Leider waren sie alle weiblich, so dass ich diese durch ihren Bau wie durch ihre Grösse für die Untersuchung sehr günstige Art für die Frage nach der Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte nicht verwerthen konnte.

Besonders günstig ist bei Galeolaria schon der Umstand, dass bei ihr wie bei allen Diphyiden die Geschlechtsknospen an leicht kenntlichen und im Voraus bestimmbaren Stellen sitzen, nämlich am Basalstück der Polypen unterhalb des Fangfadens. Da ausserdem auch die Stellung der Polypen eine feste ist, ein einziger in jeder Individuengruppe, so ist das Aufsuchen der jungen Sexualknospen sehr erleichtert. Dazu kommt noch, dass kaum irgend eine Siphonophore sich so schön in ausgestrecktem Zustand conserviren lässt. Mit heisser Sublimatlösung übergossen, erstarrt sie momentan, ehe sie Zeit hat, sich zusammenzuziehen.

Beiderlei Geschlechts-Individuen von Galeolaria besitzen nach *Vogt* ausgesprochne Medusenform und können sich nach erlangter Reife vom Stock loslösen und eine kurze Zeit umher schwimmen, eine Angabe, die ich für das weibliche Geschlecht bestätigen kann. Beide haben eine tiefe Glocke mit vier Radiär- und einem Ringkanal und besitzen ein Manubrium, welches prall mit Geschlechtsstoffen angefüllt ist und den Innenraum der Schwimmglocke vollständig ausfüllt; am lebenden Thier ist es sogar kaum möglich, die dünnwandige Schwimmglocke als solche zu erkennen; sie erscheint eher als eine einfache, dünne Hülle der Geschlechtsprodukte (Taf. XXI, Fig. 7).

Der Bau der weiblichen Geschlechtsglocken ist schon vor *Leuckart* eingehend und völlig richtig geschildert und die Entwicklung derselben[2]), soweit es mit den damaligen Methoden möglich war, dargestellt worden. „Die erste Andeutung erscheint als ein rundliches, aussen und innen flimmerndes Bläschen, dessen Hohlraum mit dem Reproduktionskanale zusammenhängt und von diesem aus gespeist wird. Ist dieses Bläschen allmälig bis etwa $^1/_{10}$‴ herangewachsen, so verliert der innere Hohlraum seine primitive Form: er treibt an seinem Ende fünf zapfenartige Fortsätze, die in die Substanz des Bläschens hineinwachsen und rasch mit dem Bläschen selbst an Länge zunehmen. Der eine dieser Fortsätze verläuft in der Längsachse des Bläschens; er bleibt allmälig hinter den übrigen zu-

1) „Mém. Institut nat. Génévois“ Tom. I, 1853, p. 115.
2) „Zool. Untersuchungen“ Giessen 1853, Heft 1, p. 34.

rück, behält aber dafür seine ursprüngliche Weite, während die übrigen vier, die in gleichen Abständen unter der Oberfläche des Bläschens gelegen sind sich ziemlich rasch bis an das äusserste Ende desselben verlängern und hier durch die Bildung eines Ringgefässes unter sich in Communikation treten." Später „trennt sich der Kern des Bläschens mit dem Centralkanal von der Wand mit den Radiärgefässen ab und der Raum zwischen beiden bricht nach aussen durch. Nachdem sich nun der Kern des Bläschens isolirt hat, beginnt in der Wand dieses Kerns die Entwicklung der Geschlechtsstoffe."

Nach unserem heutigen Wissen von der Entstehung der Medusenknospen kann man aus *Leuckart*'s Darstellung unschwer herauslesen, dass Entodermlamelle und Radiärgefässe hier, wie gewöhnlich durch Einwucherung eines Glockenkerns entstehen. So verhält es sich auch wirklich. Dagegen bilden sich die Geschlechtszellen nicht dort, wo sie später liegen: in der Wand des Manubrium's, sondern sie werden viel früher gebildet, als das Manubrium und zwar im Entoderm der primären, noch nicht medusoiden Geschlechtsknospe.

Die jüngsten Knospen, welche mir zu Gesicht kamen stellten einen kurzen (0,09 Mm.) Schlauch dar, dessen einschichtiges Entoderm theils aus charakteristischen Eizellen, theils aus gewöhnlichen Epithelzellen bestand (Taf. XXI, Fig. 1). Sowohl dieses, als auch spätere Stadien lassen keinen Zweifel, dass die Eizellen aus jungen Entodermzellen hervorgehen. Noch bei Knospen von 0,12 Mm. Länge und bereits birnförmiger Gestalt (Fig. 4) zeigt das einschichtige Entoderm unterhalb der Basis der Knospe noch ganz allmälige Uebergänge (*eiz'* und *eiz"*) von der reinen Epithelzelle (*ep*) bis zur ausgesprochenen Eizelle (*eiz*). In der Knospe selbst ist die Scheidung in Epithel- und Eizellen bereits durchgeführt und die Ersteren bilden bereits einen dünnen Ueberzug über die Letzteren gegen die Leibeshöhle hin, haben sich auch zum Theil zwischen sie eingedrängt und sitzen in den Lücken zwischen ihnen auf der Stützlamelle (Fig. 2). In diesem Stadium bilden die Eizellen noch einen geschlossenen Mantel, sehr bald aber weichen sie an der Spitze der Knospe auseinander und überlassen das Feld den Epithelzellen, welche sich dort zu einem Gewölbe der Entodermkuppe zusammenschliessen (Fig. 3, *entk*). Die Anzahl der Eizellen ist jetzt schon die definitive; auf einem Längsschnitt liegen gewöhnlich zehn Eizellen und in der ganzen Knospe werden deren gegen dreissig enthalten sein.

Im folgenden Stadium bildet sich in der Spitze der Knospe der Glockenkern (Fig. 5, *Glk*). Auf dem Längsschnitt erscheint er zuerst als eine zweite, tiefe Lage von Ektodermzellen, in der Flächenansicht dagegen hat er das Aussehen einer ziemlich regelmässigen Rosette. Wie bei Hippopodius treibt er die von Eizellen freie Entoderm-Kuppe nach innen vor sich her und gibt so Anlass zur Entstehung der primären, doppelwandigen Entodermlamelle, aus welcher sich dann bald die vier Radiärkanäle herausbilden. Zugleich tritt dann dieselbe Wanderung der Eizellen ein, wie sie für Hippopodius beschrieben wurde: die Eizellen wandern aus der Seitenwand der Knospe in den Glokkenkern und zugleich aus dem Entoderm ins Ektoderm. Dadurch verschieben sich die Grössenverhältnisse der Knospe vollkommen. Während bisher der Glockenkern nur einen kleinen Theil der Knospe bildete, die Hauptmasse derselben aber die Seitenwand ausmachte, schrumpft diese Letztere in dem Mass zusammen, als die Eizellen aus ihr auswandern und in demselben Mass nimmt der Glockenkern und die aus ihm hervorgehenden Theile an Grösse zu.

Es ist mir auch hier geglückt, mehrere Stadien dieser Wanderung auf Schnitten zu beobachten. So enthielt eine Knospe, welche noch kein Manubrium besass, sämmtliche Eizellen in dem Raum, der von dem kreisförmigen Ursprung der Entodermlamelle, umschlossen wird oder kürzer: in der Entodermkuppe. Von hier aus würde dann kurz darauf der Uebertritt in das Ektoderm erfolgt sein.

In einer andern Knospe lagen die meisten Eizellen schon im Ektoderm des noch niedrigen Manubrium, einige aber waren noch im Entoderm der Seitenwand zurückgeblieben. In einer dritten endlich waren zwar sämmtliche Eizellen schon ausgewandert, aber die Seitenwand zeigte durch ihre noch ziemlich beträchtliche Höhe, dass dies erst ganz kürzlich geschehen sein konnte. Etwas später schrumpft die Seitenwand dann so zusammen, dass die Radiärkanäle nicht mehr oben, sondern unten an der Knospe ihren Ursprung nehmen (Fig. 6).

Wenn die Knospe eine Länge von 1,9 Mm. erreicht hat, ist das Manubrium gebildet und besteht aus einer die Leibeshöhle begrenzenden Entodermschicht, auf welche nach aussen von der sehr dünnen Stützlamelle ein Mantel grosser Eizellen folgt, bedeckt von dünner Ektodermlage (Fig. 6). Die Glocke ist jetzt noch geschlossen und liegt mit ihren drei Schichten oft dicht dem mächtigen Manubrium an. Die Radiärgefässe treten besonders auf Querschnitten gut hervor (Fig. 8, *rad*). Erst später bildet sich der Ringkanal und ganz zuletzt der Glockenmund (Fig. 7, *Glm*).

Wie bei Hippopodius so entstehen auch hier durch Hereinwuchern des Entoderms zwischen die Eizellen eine Art von Follikel um dieselben, die sie fast völlig umgreifen und einschliessen, nur ihre Aussenfläche frei lassend. Da zugleich die Stützlamelle sich bis zur Unsichtbarkeit verdünnt, so ist die Lage der Eizellen im Ektoderm eine rein formale, morphologische, die physiologische Situation aber kommt der einer Lagerung im Entoderm selbst ganz gleich. Um so mehr verlangt der Auswanderungsprocess eine Erklärung. Schon *Vogt* scheint diese Entoderm-Follikel gesehen zu haben, wenn er von „deux contours du vitellus“ spricht; bei schwacher Vergrösserung und am lebenden Thier nimmt sich in der That diese Epithelschicht wie eine dicke, homogene Membran aus (Fig. 7, *Fw*).

Gruppe der Physophoriden.

Von dieser Siphonophoren-Gruppe kamen mir vier Gattungen zur Untersuchung: Forskalia Kölliker, Agalma Eschscholtz (Halistemma Huxley), Agalmopsis Sars und Apolemia Eschscholtz. Sowohl in Bezug auf den Ursprung der Sexualzellen, als in Bezug auf den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsknospen zeigten dieselben eine so grosse Uebereinstimmung, dass ich die Darstellung im Einzelnen auf zwei Arten füglich beschränken darf, auf Forskalia Edwardsi und Agalma rubra, zwei der schönsten und grössten Siphonophoren des Mittelmeers, die zugleich den Vortheil boten, im Golf von Neapel sehr häufig zu sein.

Der Bau der Gonophoren ist im Allgemeinen schon durch die älteren Beobachter bekannt geworden, besonders durch *Leuckart* und *Kölliker*. *Leuckart* erkannte zuerst, dass alle Geschlechtsindividuen der Siphonophoren auch diejenigen der Physophoriden nach dem Medusentypus gebaut sind. „Alle Geschlechtsanhänge der Siphonophoren bestehen aus einem glockenförmigen Mantel, der eine Höhle einschliesst und aus einem Kerne, der gleich dem Klöpfel einer Glocke von dem Grunde des Mantels in diese Höhle hineinragt. Nur der Kern dient eigentlich als Träger der Geschlechtsstoffe, die in seine Wandungen eingelagert sind, während der äussere Mantel ein mehr oder minder contractiles Gebilde, bald ausschliesslich zum Schutz, bald auch zugleich zur Fortbewegung bestimmt ist“ [1]). Zur Zeit der *Leuckart*'schen Untersuchungen wurde grade die Frage des Polymorphismus, aufs lebhafteste verhandelt, man stritt darüber, ob die einzelnen Anhänge des Siphonophorenstocks als Individuen oder als blosse Organe zu betrachten sein und der Nachweis des medusoiden Baues der Gonophoren hatte deshalb eine noch weitertragende Bedeutung, als heute, wo die Berechtigung der polymorphistischen Auffassung kaum mehr ernstlich bestritten werden kann. Die weiblichen Gonophoren der Physophoriden schienen am wenigsten in dieses Schema zu passen, indem sie nicht den Eindruck einer Glocke machen, sondern mehr den „eines einfachen, flimmernden Bläschens, das ein Ei im Innern einschliesst.“ *Leuckart* wies aber nach, dass auch hier ein „Mantel und ein Kern“ (Glocke und Manubrium) vorhanden sind, — „nur ist der Zwischenraum zwischen beiden sehr eng und die Mantelöffnung von unbedeutender Grösse.“ Es wird sich zeigen, dass diese Auffassung auch heute noch beibehalten werden kann. Nur in Betreff des Gefässverlaufs kann ich die Angaben *Leuckart*'s über den Bau der weiblichen Geschlechtsknospe ergänzen, ein Punkt, in welchem die älteren Beobachter auch untereinander nicht übereinstimmen.

---

1) *Leuckart, R.*, „Zoolog. Untersuchungen“ I, p. 31.

Die „Mantelkanäle (Radiärgefässe) fand *Leuckart* sehr variabel, bald länger, bald kürzer, bald mit, bald ohne Ringgefäss, mit regelmässigem oder unregelmässigem Verlauf.“ „In manchen Fällen bilden (Agalmopsis) die Radialgefässe durch Verästelung und Anastomosen ein förmliches, mehr oder minder regelmässiges Netzwerk, wie es schon *Vogt* abgebildet hat“ [1]).

Kölliker, der in Bezug auf den Bau der ganzen Gemme zu derselben Ansicht gekommen war wie *Leuckart*, vindicirte der Glocke constante und regelmässig verlaufende Radiär- und Ringkanäle und erklärte das von *Vogt* zuerst beschriebene Kanalnetz für „Furchen auf der Oberfläche des Dotters“. Er sah dieses Netz an Gemmen von Forskalia, Agalmopsis und Athorybia, welche daneben noch ganz regelmässige Radiärkanäle besassen und es war begreiflich, dass er „das eigenthümlich netzförmige Ansehen, wie wenn weite Gefässe an ihrer Oberfläche verliefen“ [2]) als eine Täuschung betrachtete. Ging es doch ganz ebenso seinem nächsten Nachfolger *Huxley*, der bei Athorybia und Stephanomia die Radiärkanäle und das darunter liegende Kanalnetz abbildet und beschreibt, Letzteres aber auch nur als eine Täuschung deutet, die „from the irregular separation of the ovisac from the walls of the calyx“ herrühre [3]).

Dennoch hatten *Vogt* und *Leuckart* in ihrer Deutung Recht: dieses Netz besteht wirklich aus Kanälen, aber — und darin hatten *Kölliker* und *Huxley* Recht — die Kanäle sind nicht die Glockenkanäle, sondern ein Gefässsystem sui generis, welches sich nur bei den weiblichen Physophoriden vorfindet. Es kommen zweierlei Gefässsysteme in diesen Gemmen vor, eines in der Glocke, welches aus Ring- und Radiärgefässen besteht und eines in einer das Ei unmittelbar umgebenden Zellschicht, welche morphologisch dem Spadix entspricht, d. h. dem Entodermschlauch des Manubriums. In dieser Zellschicht — ich nenne sie die Spadixschicht — verlaufen jene weiten, netzförmig verästelten Kanäle. Ich werde weiter unten die Entstehung derselben genauer schildern. Leider wurde ich auf diese Verhältnisse erst zu einer Zeit aufmerksam, als mir frisches Material nicht mehr zu Gebote stand. Da nun die feinen Glockengefässe junger Gemmen nur an frischen Thieren mit Sicherheit erkannt werden können, an Tinctions-Präparaten und Schnitten aber nicht immer ganz sicher, so muss ich es zweifelhaft lassen, woher es kommt, dass die verschiednen Beobachter bald nur die Spadixgefässe, bald nur die Glockengefässe, bald beide sahen. Es liegen hier drei Möglichkeiten vor, entweder: die Glockengefässe variiren stark als physiologisch unbedeutende, gewissermassen rudimentäre Organe, — oder: die Glockengefässe sind nur zu einer bestimmten Entwicklungsperiode vorhanden und obliteriren nachher — oder schliesslich: die Glockengefässe sind contractil und können sich momentan so zusammenziehen, dass sie unsichtbar werden. Ich halte die erste Möglichkeit für die wahrscheinlichste, weil in der That die Glockengefässe hier, wenn nicht gradezu überflüssig, so doch minder unentbehrlich scheinen, wo das Ei selbst durch die Spadix-Gefässe ernährt wird und die Glockenwand eine sehr geringe Dicke besitzt. Indessen kann nur die Erfahrung entscheiden. Den Spadix-Gefässen möchte ich bestimmt Contractilität zuschreiben, da man sie auf den Schnitten bald sehr deutlich und weit klaffend findet, bald so eng, dass sie gänzlich zu

1) „Zool. Untersuch.“, I, p. 37.

2) „Schwimmpolypen von Messina“ p. 28.

3) Oceanic Hydrozoa, p. 74 u. 87. Bei Agalma drückt sich *Huxley* nicht so aus, als ob es sich um eine blosse Täuschung oder einen Anschein (appearance) handelte. Es heisst p. 77 „the inner wall of the calyx (Glockenwand) was only separated from the wall of the ovisac or manubrium over irregular spaces, thus giving rise to a system of canals like those in the same position in the gynophore of Athorybia, only less complete“. Der Irrthum liegt hier nur darin, dass das Kanalsystem als Rest der Glockenhöhle, welche theilweise obliterirt sei, gedeutet wird, während es in Wirklichkeit Hohlräume innerhalb des Spadix sind.

fehlen scheinen. Bei Untersuchung mit starker Vergrösserung lässt sich aber auch in dem letzteren Fall hier und da eine feine Spalte oder eine diese andeutende Linie in der Spadix-Schicht erkennen. Da der Spadix selbst bei vielen wenn nicht allen Hydroiden — wie ich früher nachwies [1]) — Contractilität besitzt, so ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass diese Verschiedenheiten auf verschiednen Contractionszuständen der Spadix-Gefässe beruhen.

---

34. Forskalia contorta, *Milne-Edwards.*

I. Entstehung der Keimzellen.

Obgleich diese Physophoride im Golf von Neapel den ganzen Winter hindurch zu haben ist, so hat es mir doch viel Schwierigkeit gemacht, über den Ursprung der Geschlechtszellen und den Ausbau der Geschlechts-Individuen ins Klare zu kommen. Ohne Anwendung der Schnittmethode ist überhaupt in dieser Frage bei Siphonophoren kaum noch weiter zu kommen, und grade der Anwendung dieser Methode stellen sich hier Hindernisse entgegen, die zwar nicht unüberwindlich sind, die aber die Untersuchung doch recht erschweren, nämlich die bedeutende Grösse des Stockes im Verhältniss zu den winzigen Geschlechtsanlagen und die ungeheure Menge der verschiedenartigsten Anhänge, die man nicht vor dem Schneiden entfernen kann. Um die erste Anlage der Geschlechtsindividuen zur Ansicht zu bekommen, zerlegt man am besten das oberste Stück eines grösseren Stockes, der unten schon reifende Gonophoren trägt, in Schnittserien. Man bekommt dann ganz hoch oben schon in regelmässigen Abständen die gemeinsame Anlage der weiblichen und männlichen Geschlechtsindividuen und der Taster, an deren Grund sie im ausgebildeten Zustand sitzen.

Wie schon *Leuckart, Vogt* und *Kölliker* gefunden haben, sind die Stöcke von Forskalia, wie die meisten oder alle Physophoriden zwittrig und zwar sitzen die Geschlechtsgemmen zu einer kleinen Traube vereinigt an der Basis der Zwillingstaster. Es sind indessen nicht etwa zwei Träubchen, ein männliches und ein weibliches, sondern eine einzige Traube trägt an ihrer Spitze einige (4—6) männliche, darunter aber zahlreiche weibliche Gonophoren. Das Verhältniss ist das umgekehrte wie bei Hippopodius, wo die weiblichen Gemmen an der Spitze stehen und die männlichen darunter. Dementsprechend eilen bei Forskalia, umgekehrt wie bei Hippopodius auch die männlichen Gonophoren den weiblichen in ihrer Entwicklung voraus. Diese Geschlechtsträubchen setzen sich also aus einer gewissen Anzahl von Gonophoren und aus den Stielen zusammen, mittelst deren sie aneinander und an dem Hauptstiel befestigt sind.

Man war bisher der Meinung, dass bei Forskalia, wie bei den meisten Siphonophoren die Geschlechtsgemmen erst spät angelegt würden. So sagt *Leuckart* „am Vorderende des Stammes, so weit die Magensäcke noch klein oder gar noch ohne Mundöffnung sind, fehlen die Geschlechtsanhänge fast beständig (ausgenommen ist Hippopodius)". Dies ist richtig, wenn man von den Gonophoren selbst spricht, dagegen werden die Geschlechtszellen selbst und ihre Anhäufung zu bestimmt geformten Gruppen viel früher gebildet. Die Bildung der Geschlechtszellen geht derjenigen der Geschlechtsindividuen hier voraus. Ganz oben am Stamm wo Polypen und Taster nur als

1) „Zool. Anzeiger" 1881, p. 61.

winzige Knospen vorhanden sind, findet man regelmässig kleine, gelappte Knospen die gemeinsam mit der Tasterknospe vom Stamm entspringen und die bereits eine Menge von Geschlechtszellen in ihrem Entoderm enthalten. Es sind Hohlknospen mit dünnem Ektoderm, aber sehr dickem, mehrfach geschichtetem Entoderm, während der Taster umgekehrt ein einschichtiges Entoderm, aber ein vielschichtiges Ektoderm besitzt.

Taf. XVI Fig. 5 zeigt einen Schnitt durch eine solche Sexual-Anlage, oder — wie wohl zu sagen erlaubt ist — durch eine solche Geschlechtsdrüse; denn in der That unterscheidet sich das Gebilde von den Geschlechtsdrüsen höherer Thiere nur durch seine weitere Entwicklung. Es sind kurze Blindsäcke mit zelliger Wandung, in deren innerer Schicht männliche und weibliche Geschlechtszellen durch Umwandlung junger Zellen entstehen. Fig. 5 auf Taf. XVI zeigt nebeneinander einen weiblichen und einen männlichen Lappen einer solchen Zwitterdrüse, sowie die dazu gehörige Tasterknospe. Der männliche Lappen hat bereits begonnen, sich in zwei zu spalten, sein Lumen ist eng, und sein Entoderm zeigt sich mehrfach geschichtet und besteht aus denselben kleinen Zellen mit matt tingirbaren Kernen, wie sie später den Hoden junger Gonophoren bilden. Eine vollkommene Differenzirung der Entodermzellen in Keim- und Epithelzellen ist indessen noch nicht durchgeführt, die primären Entodermzellen begrenzen noch die Leibeshöhle, wenn auch hier und da hellere Zellen mit stärker tingirten Kernen zwischen den übrigen liegen. Man sieht auch, dass die männlichen Keimzellen nicht etwa blos auf die blindsackartigen Endstücke der Geschlechtsdrüse beschränkt sind und bemerkt, wie sie gegen die Tasterknospe (*Ta*) hin unmerklich in das entodermale Epithel des Tasters übergehen.

Der weibliche Lappen der Zwitterdrüse zeigt an seiner Spitze schon einige grössere Eizellen und diese sind bereits durch kleine Epithelzellen gegen die Leibeshöhle hin gedeckt, während die übrigen noch unentwickelteren Keimzellen die Leibeshöhle direkt begrenzen. Gegen den Ursprung des Lappens hin werden sie immer kleiner und gehen schliesslich in noch indifferente Keimzellen über, die sich einerseits in das Taster-Entoderm, andrerseits aber in Epithel- und in männliche Keimzellen fortsetzen.

Diese in der Zwitterdrüse massenhaft erzeugten Geschlechtszellen geben nun erst Anlass zur Entstehung der Geschlechtsgemmen.

II. Entwicklung der weiblichen Gonophoren.

Zunächst besteht die weitere Entwicklung im Wachsthum der schon differenzirten Eizellen, sowie in fortdauernder weiterer Differenzirung junger Entodermzellen. Taf. XVI, Fig. 6 zeigt einen Eierstocklappen im Querschnitt; die Keimzellen erfüllen in mehrfacher Schichtung das Entoderm und zwar so, dass die am weitesten vorgeschrittenen aussen unter der Stützlamelle, die kleineren Eizellen aber oder die noch gar nicht differenzirten Keimzellen gegen die Leibeshöhle hin gelagert sind. Direkt aber stossen sie nirgends mehr an die Leibeshöhle, sind vielmehr von epithelialen Entodermzellen vollständig überzogen, die übrigens auch in der Tiefe sich vorfinden (*ent*) bis auf die Stützlamelle hin, so dass also die Eizellen allseitig von ihnen umgeben werden.

Bei weiterem Wachsthum gliedern sich dann die Lappen in neue Seitendivertikel, und die grösseren Eizellen treten in geringer Zahl zu einem Lappen vereint mit dünnem Stiel über die andere hervor (Fig. 8). Erst jetzt beginnt die Entwicklung der Geschlechtsindividuen, der Gonophoren, indem ein jedes Ei eine medusoide Gonophoren-Hülle um sich bildet. Dieser Process beginnt, ehe noch das einzelne Ei über das Läppchen stärker hervorgetreten ist, doch hebt es sich während desselben mehr

und mehr empor, schnürt sich von dem Lappen ab und hängt schliesslich nur noch durch einen Stiel mit ihm zusammen.

Es sind wesentlich zwei Vorgänge, welche diese Umwandlung bedingen: die Bildung eines Glockenkerns (Entocodon) und die eines Spadix.

Was zunächst den Spadix, d. h. den Entodermschlauch des Medusen-Manubriums betrifft, so beginnt sie wie bei Medusen als eine Blindsackbildung des Entoderms und zwar hier an der Basis des Eies. Der Entodermschlauch des Ovarial-Lappens reichte bisher nur bis an diese Stelle und zwar meist nur als enge Spalte mit ganz dünner Wandung, nun aber findet hier eine Zellwucherung statt, und ein dickwandiger Hohlschlauch wächst empor und drängt sich zwischen Eizelle und Wand des Lappens (Fig. 9 *sp*). Im Profil gesehen erinnert das Bild jetzt ganz an junge Gonophoren von Eudendrium oder Aglaophenia, bei welchen auch das Ei vom Spadix umschlungen wird. Allein die weitere Entwicklung ist eine andere, denn bei Forskalia breitet sich nun der Spadix auch nach den Seiten hin aus und umwächst das Ei vollständig. Fig. 9 u. 10 zeigen frühe Stadien der Spadix-Bildung, Fig. 12 ein späteres, bei welchem aber auch die Umwachsung noch keine vollständige ist. Während der Umwachsung verdünnt sich der Spadix bedeutend, schiebt auch zuletzt — wie ich mich an einem Schnitt deutlich überzeugen konnte — seine wachsenden Ränder als einfache Schicht über das Ei fort. Besonders seine äussere Wand verdünnt sich sehr und verwächst schliesslich mit der Innenwand an den meisten Stellen, nur ein System ziemlich weiter verästelter Kanäle bleibt offen und dieses ist eben das „netzförmige Kanalsystem" der Autoren (Fig. 7). Wie man sieht, hat dieses mit den Glockengefässen Nichts zu thun, sondern es entspricht der Leibeshöhle des Manubriums, die hier wegen des einzigen voluminösen Eies nicht in der gewöhnlichen Form zur Entwicklung gelangen konnte. In Fig. 7 sieht man diese Kanäle, die ich als Spadix-Gefässe bezeichnen will, theils im Querschnitt, theils im Längs- oder Schrägschnitt (*spg*).

Auf dieser Abbildung ist die der Medusenglocke entsprechende Schicht, die Glockenwand (*Glw*), bereits gebildet und man erkennt in derselben den Querschnitt eines Radiärgefässes (*rad*). Zum Theil sieht es aus, als ob diese Glockenwand nur aus einer einzigen Zellenlage bestünde, was aber seinen Grund nur in der ausnehmenden Dünnheit der zwei inneren Häute hat. Es sind wirklich die drei Lagen der Medusenglocke vorhanden, wie z. B. der Längsschnitt (Fig. 11) beweist, der ungefähr das gleiche Stadium darstellt wie Fig. 7. Man erkennt dort deutlich die äussere Ektodermlage (*ekt*), darunter die Entodermlamelle (*entl*) und zu innerst das subumbrellare Epithel (*ekt'*), Letzteres als ein sehr zartes, mit kleinen Kernen spärlich besetztes Häutchen.

Aber auch der Ektodermüberzug des Manubriums (*ekt''*) fehlt hier nicht, obwohl er in den meisten Schnitten nicht mit Sicherheit nachweisbar ist. Obwohl nun die Existenz der drei Schichten des „Mantels" somit sichergestellt ist und damit ihre morphologische Gleichwerthigkeit mit der Medusenglocke, so ist es doch ungemein schwer, die Entstehung derselben in ihren einzelnen Stadien zu verfolgen. Besser als bei Forskalia ist mir dies bei Agalma geglückt, und es wird deshalb dort näher davon gehandelt werden, hier nur soviel, dass zu derselben Zeit, zu der sich der Spadix bildet, am distalen Ende des Eies eine rosettenförmige Zellwucherung im Ektoderm der Hülle auftritt, die ich für den Glockenkern (Entocodon) halten muss. Er bildet sich stets an der Stelle, bis zu welcher der Spadix in seiner ursprünglichen Form als cylindrischer Schlauch hinwächst, und ich vermuthe, dass er an dieser Stelle in das Innere hereinwächst, die dünne peripherische Entodermschicht durchbrechend, welche stets dicht unter der Stützlamelle noch vorhanden ist und dass er sich dann in Form einer

immer mehr sich verdünnenden membranösen Duplikatur zwischen dieser Entodermschicht und dem Ei, respective dem Spadix ausbreitet und so die Schicht *ekt'* und *ekt''* (Fig. 11) liefert.

Die weitere Ausbildung der weiblichen Gonophoren habe ich nicht im Einzelnen verfolgt. Es bildet sich an der Spitze des Gonophors eine pelottenförmige kreisrunde Verdickung, innerhalb deren ein enger Glockenmund entsteht, umgeben von vielen Nesselkapseln. *Leuckart* sah die Gonophoren schwache Contractionen ausführen und glaubt, dass dies den Zweck hätte respiratorisches Wasser zwischen „Kern und Mantel" zu führen. Es scheint mir auch möglich, dass Spermatozoen auf diesem Wege leichteren Zugang zum Ei finden. Die Glockengefässe habe ich öfters an grösseren Gonophoren beobachtet, aus dem oben angegebenen Grunde kann ich indessen nicht bestimmt sagen, ob sie regelmässig vorhanden sind oder thatsächlich grosser Variabilität unterliegen und zuweilen ganz fehlen.

III. Entwicklung der männlichen Gonophoren.

Die männlichen Geschlechts-Individuen von Forskalia kommen dem normalen Bau medusoider Gonophoren weit näher als die weiblichen.

Jedes Divertikel des männlichen Theils der Zwitterdrüse wird zum Gonophor. Zunächst sind diese Divertikel noch sehr klein und ihr vielfach geschichtetes Entoderm besteht aus gleichartigen Zellen (Fig. 13). Etwas später unterscheidet man dann die grösseren, blasskernigen Keimzellen von den hellen aber dunkelkernigen Epithelzellen und zugleich fangen die Letzteren an, die Ersteren gegen die Leibeshöhle hin zu überziehen. In der Kuppe des Entodermschlauchs gelangen sie sogar allein zur Herrschaft und bilden dort, ganz wie bei Hippopodius und Galeolaria, eine rein epitheliale Entodermkuppe (Fig. 14, *entk*); zugleich bildet sich über dieser Letzteren ein ganz normaler Glockenkern (Fig. 14, *Glk*). Dieser stülpt nun in der bekannten Weise die Entodermkuppe kelchförmig ein und bildet so die Entodermlamelle mit vier Radiärkanälen. Während dies vor sich geht, verändern aber die Keimzellen ihren Platz, sie wandern aus der Seitenwand des Entodermschlauchs aus und kriechen durch die Entodermkuppe in den Ektodermbelag derselben, d. h. in die untere Wand des inzwischen in zwei Blätter gespaltenen Glockenkerns. So kommen sie in den Ektodermüberzug des Spadix zu liegen, welcher inzwischen von der Entodermkuppe aus emporgewachsen ist. Ich habe die Wanderung hier nicht in allen ihren Stadien verfolgt, aus der Lage der Keimzellen vor und nach dem Einwachsen des Glockenkerns, und der Ausbildung des Manubriums folgt sie indessen mit Nothwendigkeit.

Die Spermatoblasten vermehren sich dann bedeutend, bilden einen dicken Mantel um den Spadix und sind nach aussen von den vier gewöhnlichen Zellenlagen bedeckt: den drei Schichten der Glocke und der dünnen Ektodermlage des Manubriums selbst. Zunächst sind übrigens diese Häute so ausnehmend dünn, und ihre Kerne rücken so weit auseinander, dass es selbst auf feinen Schnitten schwer hält, sie deutlich voneinander zu unterscheiden (Fig. 15). Zwischen Glocke und Manubrium bleibt aber immer noch ein schmaler Spalt, die Glockenhöhle (*GlH*), auch bildet sich ein kleiner mit Nesselkapseln bewehrter Glockenmund an der Spitze des Medusoids, nachdem vorher eine pelottenförmige Verdickung der Glockenwand entstanden war, ähnlich wie beim Weibchen.

Es ist bekannt, dass die reifen Männchen von Forskalia sich vom Stock loslösen und mittelst des Flimmer-Ueberzugs ihrer Glocke kurze Zeit umherschwimmen. Durch Platzen des unendlich feinen Ektoderm-Häutchens, welches die Samenmasse unmittelbar umgibt, wird diese frei und durch den Glockenmund tritt sie ins Wasser aus. Ich fand einmal einen Forskalia-Stock, an welchem eine Unzahl grosser gelber Samenkapseln in reifem Zustand ansass, so dass es schon bei der Betrachtung

mit blossem Auge auffiel. Die meisten derselben lösten sich schon in der ersten Stunde nach dem Einfangen des Thieres spontan vom Stock los und sanken langsam auf den Boden des Gefässes, wo sie ruhig liegen blieben. Verletzte man sie, so wimmelte eine Masse von Spermatozoen hervor wie eine Wolke gelblichen Staubes. Es reiften also hier ziemlich gleichzeitig die männlichen Gonophoren einer grösseren Zahl von Individuengruppen, und es machte mir den Eindruck, als ob dieser Stock — obwohl auch weibliche Geschlechtstrauben an ihm vorhanden waren — doch vorwiegend männliche Kapseln hervorgebracht hätte. Es wäre bei einer so häufigen Siphonophore ja auch wohl denkbar, dass die zwittrigen Stöcke allmälig wieder zur Dioecie hinneigten, zumal es ja unter den Physophoriden auch vollkommen dioecische Arten gibt (Apolemia uvaria).

35. Agalma rubrum, *Vogt.*

Männliche und weibliche Gonophoren finden sich bei Agalma zwar auch an demselben Stock, aber nicht auf einem Stiel beisammen, sondern getrennt, die weiblichen in Form ziemlich grosser gestielter Trauben dem Stamm aufsitzend, die männlichen zerstreut und einzeln, oder doch nur zu zweien oder dreien von demselben Stiel entspringend. Eine Zwitter-Anlage ist also hier nicht zu erwarten, im Uebrigen aber entstehen männliche und weibliche Keimzellen ganz wie bei Forskalia.

I. Bildung der weiblichen Gonophoren.

Die Eizellen bilden sich auch hier viel früher als die sie zur Reife bringenden Individuen, die Gonophoren. Sie entstehen in blindsackförmigen Auswüchsen, welche vom Ende der Stielanlage der späteren Geschlechtstraube hervorwachsen, und zwar aus den mehrfach geschichteten Zellen des Entoderms. Die Differenzirung der jungen, gewissermassen embryonalen Zellen zu Eizellen beginnt, wie bei Forskalia, schon in früher Zeit, geht aber lange Zeit fort, so dass auch in Geschlechtstrauben, die schon viele Gonophoren tragen, immer noch junge Eizellen enthalten sind, besonders in den Aesten des gemeinsamen Sexual-Stammes (Taf. XXII, Fig. 3, *eiz*). Die stärkste Neubildung von Eizellen fällt indessen, wie bei Forskalia, in die Jugendzeit der Sexualtraube, die sich dabei immer mehr entfaltet und unter rapider Zellvermehrung in immer zahlreichere Seitensprossen gliedert. Letztere stellen dann lappenförmige Divertikel dieses Eierstocks dar, deren freies, distales Ende von den grössten Eizellen eingenommen wird, das proximale von den jüngeren. Die Leibeshöhle zieht sich mehr oder minder tief in den Ovariallappen hinein, reicht aber meist nicht bis zu den grossen Eizellen hin oder höchstens bis zu ihrer Basis. So ist denn auch jetzt noch die Entodermwand meist geschichtet und besitzt an den meisten Stellen eine ganz erhebliche Dicke. Damit wird es zusammenhängen, dass sich hier ein eigenthümliches Gefässsystem entwickelt findet, welches von dem Leibesraum aus zwischen die grossen Eizellen eindringt, um bis unter die Stützlamelle hinzuziehen und die Aussenfläche der Eizellen mit einem mehr oder minder dichten Netz ernährender Kanäle zu umziehen. Obwohl diese Gefässe nichts Anderes sind als Fortsetzungen der Leibeshöhle, so sind es doch nicht etwa blosse Spalten, sondern es sind wohlausgebildete, mit selbstständiger Wandung versehene Röhren. Taf. XXII, Fig. 1 zeigt die mit Kernen besetzten Querschnitte solcher Gefässe (*ory*) und Fig. 2 stellt einige derselben auch im Längsschnitt dar. Sie bilden sich aus den Epithelzellen des Entoderms, welche hier, wie bei Forskalia, überall die Spalten zwischen den Eizellen ausfüllen und sie sowohl gegen die Leibeshöhle hin als gegen die Stützlamelle umhüllen.

Noch ehe die einzelnen Eizellen stark über die Fläche des Eierstocklappens vorspringen, bildet

sich der Glockenkern. Die sonst einschichtige, dünne Ektodermschicht verdickt sich an einer Stelle durch Vermehrung ihrer Zellen (Fig. 4, *Glk*) und bildet eine tiefe Lage, welche von der Fläche gesehen Rosettenform besitzt. Gleichzeitig wächst von der Basis der Eizelle her der entodermale Spadix empor, zunächst als cylindrischer, dann als platter, dickwandiger Schlauch, ganz ähnlich wie bei Forskalia und zwar bis grade unter den Glockenkern. Nun senkt sich dieser in ihn ein und es entsteht ein Bild, welches von dem bei ächten Medusenknospen gewohnten nicht wesentlich abweicht: zwei entodermale Halbmonde (*sp*) umfassen (auf dem Längsschnitt) den kelchförmigen Glockenkern (Fig. 4, *Glk*); Flächenschnitte durch den Glockenkern zeigen ihn als ein rosettenförmiges Centrum (*Glk*), auf beiden Seiten vom Durchschnitt des halbmondförmigen Entoderm-Walles (*sp*) umgeben (Taf. XXII, Fig. 1). Der anfangs solide Glockenkern spaltet sich später in zwei Blätter mit dazwischen befindlicher spaltartiger Glockenhöhle und dringt nun zwischen zwei dünnen Entodermschichten weiter vor, um schliesslich das ganze Ei bis zu dessen Basis zu umwachsen. Beide Entodermlagen müssen von der Spadixschicht herstammen, wenn sich dies auch für die äussere (die Entodermlamelle) nur schwer direkt nachweisen lässt (Fig. 4). Jedenfalls wird nur ein sehr unbedeutender Theil des Spadix zu diesem Zweck abgespalten, da man ihn kurz nach dem Einwachsen des Glockenkerns als dicken, cylindrischen Schlauch wiederfindet, über den sich der Glockenkern mit seiner Höhle wie ein Geldbeutel herüberlegt (Fig. 2, *Glk*).

Schon während des Emporwachsens verdünnt sich die äussere Wand des Spadix bedeutend (Fig. 5, *sp*) und sein Lumen füllt sich mit körniger Nahrungsmasse, die sich in immer dünnere Schichten vertheilt, je mehr der Spadix sich seitlich ausbreitet und abplattet, um das Ei schliesslich vollständig zu umhüllen (Fig. 9); er stellt nun die Schichte dar, welche schon *Kölliker* als „Ovisac" bezeichnet hat, *Leuckart* als „Kern", der das Ei umschliesst, und ist wahrscheinlich auch identisch mit der „zarten Hyalinschicht", welche nach *Claus* bei Halistemma (Agalma) „den ein einziges Ei enthaltenden Knospenkern umlagert"[1]). Nun verwächst die äussere Wand der Spadixschicht mit der innern in immer grösseren Strecken, so dass schliesslich, wie bei Forskalia, nur noch ein grobmaschiges Netz ziemlich weiter Kanäle übrig bleibt. Die Verwachsung scheint in ziemlich verschiednem Tempo vor sich zu gehen; auf Fig. 6 z. B. sind nur wenige und kleine Kanäle (*spg*) in der Spadix-Schicht zu erkennen, während in dem etwas älteren Gonophor von Fig. 7 noch weite Räume (*spg*) mitten in der Spadix-Schicht offen geblieben sind, in denen stellenweise noch körnige Nahrungsmasse liegt.

Die Glockengefässe sind in diesem Stadium schwerer zu sehen als später, wo man leicht sowohl Radiärgefässe als Ringgefäss constatiren kann. Auf Schnitten sieht man zwar zuweilen nicht alle vier Radiärgefässe, sondern nur zwei (Fig. 8) oder drei, allein man wird daraus nicht wohl auf Abwesenheit der beiden andern mit Sicherheit schliessen können. Untersuchung lebender Gonophoren würden am besten darüber Aufschluss geben, wieviel hier auf wirklicher Variabilität, wieviel auf momentanen Zufälligkeiten, Zusammenfallen oder auch Contraction des Gefässes beruht.

II. Bildung der männlichen Gonophoren.

Auch hier geht die Bildung der Keimzellen derjenigen des Geschlechtsindividuums voraus, insofern zunächst eine Knospe am Stamm entsteht, deren Entodermzellen wuchern und sich mehrschichtig anhäufen, während die Knospe selbst Seitensprossen treibt, die sich erst mit Hülfe eines Glockenkerns zum Medusoid ausbilden. Die primäre Knospe wird zum Stiel der kleinen Gonophoren-Traube, die

1) „Arbeit. Wien. zool. Instit." Bd. I, p. 45, 1878.

Seitenknospen zu den wenigen Gonophoren. Ich müsste wiederholen, was schon bei Forskalia gesagt wurde, wollte ich eine ausführliche Schilderung dieser Vorgänge geben. Taf. XXII, Fig. 10 zeigt zwei männliche Gemmen, die eine noch ganz jung mit dickem geschichteten, aus gleichartigen jungen Zellen gebildetem Entoderm und einem dünnen Ektoderm-Ueberzug, der nur an der Spitze der Knospe verdickt erscheint, indem er sich hier zur Bildung des Glockenkerns anschickt. Etwas später erfolgt die Scheidung der jungen Entodermzellen in Keimzellen und Epithelzellen, die sich dann zu einer die Leibeshöhle begrenzenden Schicht anordnen. Die grosse Gemme lässt sich bereits als vollkommenes Medusoid erkennen mit langem Spadix, dessen Stützlamelle umgeben wird vom Hoden und dessen sehr dünnem Ektodermbeleg (inneres Blatt des Glockenkerns). Auch hier also wandern die männlichen Keimzellen aus dem Entoderm, in welchem sie entstanden sind, aus und lagern sich in das Ektoderm des Manubriums.

Die Glockenwand liegt bei diesem Gonophor dem Manubrium noch unmittelbar auf, später entfernt sie sich von ihm, wie dies bereits von *Kölliker* beschrieben worden ist. Sie besteht aus den bekannten drei Zellschichten (Fig. 11) und enthält vier Radiärgefässe, zu welchen später noch ein Ringgefäss hinzukommt. Ueberhaupt bildet sich die Glocke später viel massiver aus als bei Forskalia, ihre Wand verdickt sich bedeutend und ihre Gefässe zeigen ein beträchtliches Lumen. Aber auch in den früheren Stadien sind die Radiärgefässe auf Querschnitten ganz deutlich (Fig. 11, *rad*), wenn auch hier, wie bei den weiblichen Gonophoren, nicht immer alle vier zugleich aufzufinden sind. Auf Fig. 10 erkennt man bereits die Verdickung der Glockenwand an der Stelle, an welcher sich später der Glockenmund bildet.

Die reifen Gonophoren sind opac, weiss von Farbe und können durch Contractionen ihrer Glocke umherschwimmen, nachdem sie sich losgelöst haben. *M. Sars*[1]) war der Erste, der diese Beobachtung bei Agalmopsis elegans beschrieb, und *Leuckart*[2]) stellte später fest, dass solche losgelöste Geschlechtsindividuen „viele Tage lang“ am Leben bleiben.

1) „Fauna littoralis Norvegiae“ I, p. 38.
2) „Zoolog. Untersuchungen“ I, p. 33.

Die Gattungen Velella, *Lamarck* und Porpita, *Lamarck*.

Die Geschlechtsknospen wachsen von der Basis der „Nebenpolypen" in grosser Anzahl hervor und besitzen Medusenform. *Huxley* [1]) beobachtete zuerst, dass sie sich loslösen, ehe sie erkennbare Geschlechtsprodukte enthalten und schloss daraus, dass das freie Leben bei ihnen auf längere Dauer berechnet sein müsse. *Vogt* [2]) zeigte dann, dass Velella und Porpita eine vollständige Medusenbrut hervorbringe, und *Gegenbaur* [3]) erkannte in kleinen, frei im Meere aufgefangenen Medusen mit kurzem Manubrium und bis zu sechszehn Radiärgefässen, mit zwei Tentakeln und vier Gonaden, die Sprösslinge der Velella wieder und nannte sie Chrysomitra striata.

Es war somit sicher, dass hier die Geschlechtszellen erst lange Zeit nach der Loslösung der Medusen vom Stock die Reife erlangen, ob sie aber auch erst nach der Loslösung entstehen oder vielleicht schon in der Medusen-Knospe enthalten sind, das konnte aus den bisher vorliegenden Beobachtungen nicht entnommen werden. Der jüngste Untersucher der Chrysomitra glaubte sogar wirklich schon in den Knospen die Anlage der Gonaden erkannt zu haben [4]).

Da man ohne Anwendung der Schnittmethode nicht über An- oder Abwesenheit von Geschlechtszellen in winzigen Medusenknospen entscheiden kann, so zerlegte ich eine Anzahl von Knospen von Velella und Porpita in Schnittserien und diese liessen keinen Zweifel darüber, dass hier die Geschlechtszellen in der That erst nach der Loslösung vom Stock entstehen. Die meisten Knospen waren zwar noch sehr klein, aber es befanden sich doch auch manche darunter, bei welchen Glocke und Manubrium bereits ausgebildet war. Weder in dem noch vollständig einschichtigen Ektoderm des Manubriums noch in seinem Entoderm oder in der Wand der Glocke war irgend Etwas zu erkennen, was für Sexualzellen hätte gehalten werden können.

Die Entstehung der Meduse wird auch hier durch die Bildung eines Glockenkerns eingeleitet und verläuft im Wesentlichen ganz so wie bei Medusen, die an Tubularien- oder Campanularien-Stöcken hervorknospen. Ich verzichte deshalb auch auf eine nähere Darlegung dieser Vorgänge.

Die bereits vom Stock losgelösten Medusen konnte ich mir leider nicht verschaffen, so dass ich

---

1) „Müller's Archiv" 1851.

2) „l'Institut" No. 1002, p. 96, 1853.

3) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV, p. 370 (1853) u. ebendaselbst Bd. VIII, p. 231.

4) Nach *Gegenbaur* hat noch *A. Stuart* (Arch. f. An. u. Phys. 1870, p. 366) die Medusenknospen von Velella untersucht; seine Darstellung ist indessen nicht brauchbar, da er — soweit sich aus den Zeichnungen schliessen lässt — die Leibeshöhle für das Entoderm, dieses aber für eine Muskelschicht gehalten hat. Die Geschlechtsorgane sollen aus einem „Nucleus" hervorgehen, der aber offenbar nichts Anderes ist als ein Haufen Nahrungsschollen mitten in der Leibeshöhle.

ausser Stande bin, den positiven Theil der Untersuchung, die Frage: wo und woraus bilden sich die Geschlechtszellen durch direkte Beobachtung zu beantworten.

Bei freischwimmenden Medusen von 3‴ Höhe fand *Gegenbaur* [1]) die Geschlechtsorgane „zu vieren an dem stumpf-konischen Magen vorhanden. Zwei weibliche Individuen zeigten deutlich die Eikeime, das dritte enthielt in den Geschlechtsorganen nur Zellen mit kleinen, eingeschlossnen Bläschen", die Elemente der Spermarien. Nach dieser Beschreibung und der Abbildung [2]) von *Gegenbaur* kann kein Zweifel darüber sein, dass die Gonaden hier im Ektoderm des Manubriums liegen, denn im Entoderm des Manubriums sind sie noch bei keiner der niedern Medusen beobachtet worden. Man kann aber auch noch weiter gehen und die Keimstätte der Geschlechtszellen ebenfalls im Ektoderm des Manubriums feststellen. Von allen Medusen, deren Gonaden im Manubrium liegen, konnte festgestellt werden, dass ihre Geschlechtszellen aus dem Ektoderm dieses Theils sich differenziren. Eine Ausnahme bildet nur Podocoryne carnea und auch diese Meduse nur im weiblichen Geschlecht; die Eizellen entstehen bei ihr im Entoderm der Medusenknospe und wandern dann später in das Ektoderm des Manubriums aus. Da nun bei Chrysomitra die Geschlechtszellen sich nicht schon in der Medusenknospe bilden, sondern erst in dem frei schwimmenden Thier, so liegt kein Grund vor, sie aus einer andern Gewebsschicht abzuleiten, als aus derjenigen, aus welcher sie bei allen Medusen mit gleicher Lage und gleicher Entstehungszeit der Gonaden hervorgehen. Ich glaube demnach, dass wir berechtigt sind, mit voller Sicherheit die Keimstätte der Geschlechtszellen bei Chrysomitra in das Ektoderm des Manubriums zu verlegen und diese Zellen aus einer Wucherung des Ektoderms, also durch Differenzirung jugendlicher Ektodermzellen entstanden zu denken.

---

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV, p. 370; vergleiche auch ebendas. Bd. VIII, p. 234.

2) Ebendaselbst Bd. VIII, Taf. VII, Fig. 12.

IV. Uebersicht der wesentlichsten Resultate des speciellen Theils

in Bezug auf die Entstehung der Geschlechtszellen.

In Folgendem gebe ich eine tabellarische Zusammenstellung derjenigen Resultate des vorstehenden speciellen Theils, welche in nächster Beziehung stehen zur Frage nach der Entstehung der Geschlechtszellen. In der Rubrik: Abkunft der Keimzellen konnten nicht immer völlig abgeschlossene Resultate, feststehende Thatsachen verzeichnet werden; häufig musste ich statt ihrer eine Alternative setzen, deren Entscheidung durch die Analyse der einzelnen Arten nicht zu leisten war. Es wird sich im allgemeinen Theil zeigen, um wie viel die vergleichende Methode hier noch weiter führen kann. In dieser Zusammenstellung habe ich es vorgezogen, die Alternative einfach hinzustellen, ohne die grössere oder geringere Wahrscheinlichkeit auf der einen und andern Seite mit zum Ausdruck zu bringen; nur wenn mir die Wahrscheinlichkeit gleich Gewissheit schien, habe ich sie als „wahrscheinlich" aufgeführt.

Ich habe nur die allerwesentlichsten Punkte mit aufgenommen und hoffe so in dieser compendiösen Zusammenstellung dem Leser das Verständniss und die Beurtheilung der im allgemeinen Theil zu ziehenden Schlüsse zu erleichtern.

A. Hydroida.

Gruppe der Tubulariae.

I. Familie der Hydrinen.

1) Die Gattung Hydra[1]).

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: bestimmte Stellen der Körperwand abwärts vom Tentakelkranz.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Ektoderm der Keimzone.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

1) Diese Angaben über Hydra sind der *Kleinenberg*'schen Monographie, „Hydra", Leipzig 1872, entnommen, mit welchen die spätere Darstellung *Korotneff*'s in diesen Hauptpunkten wenigstens übereinstimmt. Siehe: *Korotneff*, „Versuch einer vergl. Theorie d. Coelent.", Moskau, 1880 (russisch).

II. Familie der Claviden.

1) Clava squamata.

Keimstätte: der männlichen Keimzellen: das Ektoderm,
der weiblichen Keimzellen: das Entoderm.

Keimzone: der männlichen Stöcke: der Glockenkern der Gonophoren,
der weiblichen Stöcke: die Knospungsstelle der Gonophoren und der Gonophoren-Stamm.

Abkunft der Keimzellen:
der männlichen: jugendliche Ektodermzellen,
der weiblichen: zweifelhaft, ob Entodermzellen oder ins Entoderm eingewanderte Ektodermzellen.

Reifungsstätte: die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Schicht stark reducirter medusoider Gonophoren.

2) Dendroclava Dohrnii,
nur ein weiblicher Stock bekannt.

Keimstätte: das Ektoderm.

Keimzone: das Manubrium der Medusenknospen.

Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.

Reifungsstätte: Ektoderm des Manubriums freilebender Medusen.

Wanderungen der Keimzellen: keine.

3) Cordylophora lacustris.

Keimstätte: Ektoderm.

Keimzone: der männlichen Keimzellen: die Knospungszone der Seitenhydranthen,
der weiblichen Keimzellen: die Knospungszone der Haupthydranthen.

Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Ektoderm von Sporophoren (Gonophoren ohne Spuren medusoiden Baues).

Wanderungen der Keimzellen:
der männlichen: keine,
der weiblichen: von der Keimzone des Haupthydranthen bis zur Knospungszone des Seitenhydranthen und in das Sporophor.

4) Corydendrium parasiticum.

Keimstätte: Entoderm.

Keimzone: Hydranthenstiel abwärts vom Hals und der Cambium-Zone.

Abkunft der Keimzellen: unentschieden, ob von jungen Entodermzellen, oder ins Entoderm eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Entoderm von Sporophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimzone ins Sporophor stets innerhalb des Entoderms.

III. Familie der Coryniden.

1) Coryne pusilla.

Keimstätte: Entoderm des Gonophors.
Keimzone: Kuppe der Gonophor-Knospen.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von eingewanderten Ektodermzellen oder von jungen Entodermzellen.
Reifungsstätte: Gonophoren von reducirtem medusoiden Bau.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

2) Syncoryne Sarsii.

Keimstätte: Ektoderm.
Keimzone: Manubrium der vom Stock losgelösten Medusen.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.
Reifungsstätte: Ektoderm des Manubriums frei lebender Medusen.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

3) Cladocoryne floccosa.

Keimstätte: Ektoderm.
Keimzone: Manubrium medusoider Gonophoren.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.
Reifungsstätte: Ektoderm des Manubriums sessiler Medusoide.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

IV. Familie der Hydractiniden.

1) Podocoryne carnea.

Keimstätte: der männlichen Keimzellen: das Ektoderm,
der weiblichen Keimzellen: das Entoderm.
Keimzone: der männlichen Stöcke: das Manubrium der Medusenknospe,
der weiblichen Stöcke: Entodermschlauch der Gonophor-Knospe.
Abkunft: der männlichen Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen,
der weiblichen Keimzellen: wahrscheinlich ins Entoderm ausgewanderte Ektodermzellen.
Reifungsstätte: Ektoderm des Manubriums frei lebender Medusen.
Wanderungen:
der männlichen Keimzellen: keine.
der weiblichen Keimzellen: aus dem primären Entodermschlauch der Gonophoren-Knospe in den Spadix und in das Ektoderm des Manubriums.

2) Hydractinia echinata.

Keimstätte: das Entoderm des Blastostyls.
Keimzone: dicht unterhalb der Cambiumzone des Blastostyls.

Abkunft der Keimzellen: wahrscheinlich von ins Entoderm eingewanderten Ektodermzellen der Keimzone.

Reifungsstätte: die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Schicht reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte ins Entoderm der primären Gonophoren-Knospe und von da in den Ektoderm-Ueberzug des Spadix.

V. Familie der Eudendriden.

1) Heterocordyle Conybeari.

Keimstätte: das Ektoderm.

Keimzone: oberes Drittel des Blastostyls mit Ausnahme der Spitze.

Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Ektoderm von Sporophoren.

Wanderungen: von der Keimstätte ins Sporophor (passiv?).

2) Pachycordyle napolitana, männlicher Stock.

Keimstätte: das Entoderm.

Keimzone: Hydranthenstiel unterhalb der Knospungsstelle eines Gonophors.

Abkunft der Keimzellen: wahrscheinlich von jungen ins Entoderm eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Entoderm stark reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Entoderm des Gonophors.

3) Eudendrium racemosum.

Keimstätte: der männlichen Keimzellen: das Entoderm,
der weiblichen Keimzellen: das Ektoderm.

Keimzone: der männlichen Stöcke: die Knospungszone eines Seitenhydranthen,
der weiblichen Stöcke: die Knospungszone eines Haupthydranthen.

Abkunft: der männlichen Keimzellen: unentschieden ob von Entoderm-Elementen oder von eingewanderten Ektodermzellen,
der weiblichen Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Ektoderm der Sporophoren.

Wanderungen:

der männlichen Keimzellen: aus der Knospungszone des Seitenhydranthen innerhalb des Entoderms in das Blastostyl und das Sporophor, dort Uebertritt ins Ektoderm,

der weiblichen Keimzellen: aus der Knospungszone des Haupthydranthen innerhalb des Ektoderms in den Seitenhydranthen, dort Uebertritt ins Entoderm und Einrücken in das Entoderm des Blastostyls und des Sporophors; in diesem wieder Durchtritt ins Ektoderm.

4) Eudendrium capillare.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: nicht genau bestimmt, vermuthlich die Hydrorhiza.
Abkunft der Keimzellen: nicht bestimmt.
Reifungsstätte: das Ektoderm der Sporophoren.
Wanderungen: von der Keimstätte ins Blastostyl und Sporophor innerhalb des Entoderms, dann Durchbruch ins Ektoderm.

5) Bougainvillea ramosa.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: proximaler Theil des Manubriums.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium der frei lebenden Meduse.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

6) Perigonimus Cidaritis.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: proximaler Theil des Manubriums.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium der frei lebenden Meduse.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

VI. Familie der Cladonemiden.

1) Cladonema radiatum.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: proximaler Theil des Manubriums.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.
Reifungsstätte: Manubrium frei lebender Medusen.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

VII. Familie der Pennariden.

1) Pennaria Cavolini.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: inneres Blatt des Glockenkerns.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium des sich loslösenden medusoiden Gonophors.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

VIII. Familie der Tubulariden.

1) Die Gattung Corymorpha.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: proximaler Theil des Manubriums.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium der frei lebenden Meduse.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

2) Tubularia mesembryanthemum.

Keimstätte: das Ektoderm.
Keimzone: das innere Blatt des Glockenkerns.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium der sessilen, medusoiden Gonophoren.
Wanderungen der Keimzellen: keine.

Gruppe der Campanulariae.

IX. Familie der Campanulariden.

1) Gonothyraea Loveni.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: das Coenosarc der unterhalb der Knospungsstellen von Gonangien liegenden [1]) Stamm- oder Zweigstücke.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entodermzellen oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Manubrium sessiler. medusoider Gonophoren (Meconidien).
Wanderungen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms ins Blastostyl des Gonangiums und in die Gonophor-Knospe; dort erst Uebertritt in das Ektoderm des Manubriums.

2) Campanularia flexuosa.

Keimstätte: der männlichen Keimzellen: das Ektoderm,
der weiblichen Keimzellen: das Entoderm.
Keimzone: bei männlichen Stöcken: das Blastostyl und das Coenosarc der Zweige unter der Knospungsstelle des Gonangiums,
bei weiblichen Stöcken: das Coenosarc der Zweige oder Stammstücke abwärts vom Ursprung des Gonangiums.
Abkunft: der männlichen Keimzellen: von jugendlichen Ektodermzellen,
der weiblichen Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entodermzellen oder von eingewanderten Ektodermzellen.

1) Hier ist nur von der Keimzone des einzelnen Gonangiums die Rede, von den „Special-Keimzonen", nicht von der ganzen Region des Stockes, welche solche Keimzonen beherbergt.

Reifungsstätte:
der männlichen Stöcke: das Ektoderm der Sporophoren,
der weiblichen Stöcke: die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Stelle aufs Aeusserste reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen:
der männlichen Keimzellen: von der Keimstätte im Ektoderm hin ins Blastostyl und in das Sporophor,
der weiblichen Keimzellen: von der Keimstätte im Entoderm hin ins Blastostyl und in die Gonophoren-Knospe; dort Uebertritt ins Ektoderm.

3) Opercularella lacerata.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: das Coenosarc der Stamm- oder Zweig-Stücke abwärts vom Knospungspunkt eines Gonangiums.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entodermzellen oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte: Ektoderm der Sporophoren, die vielleicht Reste medusoider Bildung enthalten.
Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Blastostyl und Sporophor, dort Durchsetzung der Stützlamelle und Einlagerung ins Ektoderm.

4) Obelia dichotoma und geniculata.

Keimstätte: nicht sicher bekannt.
Keimzone: in der Glocke der Meduse oder an der Basis des Manubriums.
Reifungsstätte: Gonaden der frei lebenden Meduse im Verlauf der Radiärkanäle sackförmig in die Glockenhöhle vorspringend.
Wanderungen: unbekannt.

5) Clytia Johnstoni und laevis.

Keimstätte: nicht sicher bekannt.
Keimzone: Glocke der Meduse oder Basis des Manubriums.
Reifungsstätte: Gonaden der frei lebenden Meduse im Verlauf der Radiärkanäle sackförmig in die Glockenhöhle vorspringend.
Wanderungen: unbekannt.

X. Familie der Sertulariden.

1) Halecium tenellum.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: die Knospungsstelle der Gonangien am Hydranthenstiel.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Ektoderm sehr reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: vom Entoderm der Keimstätte in das Gonangium und Gonophor; dort ins Ektoderm.

2) Halecium halecinum; Weibchen.

Keimstätte: das Entoderm.

Keimzone: das Coenosarc des Stammes und der Aeste unterhalb der Knospungspunkte der Gonangien.

Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entodermzellen oder von eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Schicht bedeutend reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Gonangium und Gonophor und dann ins Ektoderm.

3) Sertularella polyzonias.

Keimstätte: das Entoderm.

Keimzone: das Coenosarc des Stammes und der Aeste abwärts vom Knospungspunkt eines Gonangiums.

Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Entoderm des Blastostyls.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Blastostyl.

4) Sertularia pumila.

Keimstätte: das Entoderm.

Keimzone: das Coenosarc der Stamm- und Astglieder unterhalb der Knospungspunkte von Gonangien.

Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: die dem Ektoderm des Manubriums homologe Schicht reducirter, medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Blastostyl und Gonophor; dort durch die Stützlamelle in das Ektoderm.

XI. Familie der Plumulariden.

1) Plumularia echinulata.

Keimstätte: das Entoderm.

Keimzone: das Coenosarc der Stammglieder vor der Gonangium-Bildung.

Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.

Reifungsstätte: das Ektoderm stark reducirter medusoider Gonophoren.

Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Gonangium und die Gonophor-Knospe; dort Austritt ins Ektoderm.

2) Plumularia halecioides.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: das Coenosarc der Stammglieder vor der Gonangium-Bildung.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Ektoderm des Manubriums reducirter medusoider Gonophoren.
Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Blastostyl des Gonangiums und in die Gonophor-Knospe; dort Uebertritt ins Ektoderm.

3) Antennularia antennina.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: das Coenosarc der Stammglieder unmittelbar unter dem Knospungspunkt eines Gonangiums.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte:
der männlichen Stöcke: das Ektoderm von Sporophoren,
der weiblichen Stöcke: die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Schicht stark reducirter medusoider Gonophoren.
Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in das Gonangium und die Gonophor-Knospe; dort Uebertritt ins Ektoderm.

4) Aglaophenia pluma.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: das Coenosarc abwärts von der Knospungsstelle eines Corbula-Zweiges.
Abkunft der Keimzellen: unentschieden ob von jungen Entoderm- oder von eingewanderten Ektodermzellen.
Reifungsstätte: das Ektoderm von Sporophoren.
Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in den Corbula-Zweig und in die Sporophor-Knospen; dort Lagerung ins Ektoderm.

B. Siphonophora.

Gruppe der Calycophoriden.

I. Familie der Hippopodiidae.

1) Hippopodius neapolitanus.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: die Knospe des Stiels der Gonophoren-Traube.

Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Entodermzellen [1]).
Reifungsstätte: das Ektoderm des Manubriums der sich vom Stock loslösenden Medusoide.
Wanderungen der Keimzellen: von der Keimstätte innerhalb des Entoderms in die Gonophor-Knospe; dort Auswanderung durch die Stützlamelle ins Ektoderm des Manubriums.

II. Familie der Diphyiden.

1) Galeolaria aurantiaca (nur weibliche Stöcke untersucht).

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: der Knospungspunkt des Gonophors am Polypen und das junge Gonophor selbst.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Entodermzellen [2]).
Reifungsstätte: das Ektoderm des Manubriums der sich vom Stock loslösenden Medusoide.
Wanderungen der Eizellen: von der Keimstätte in die Entodermkuppe des Gonophors und von da mit Durchsetzung der Stützlamelle ins Ektoderm des Manubriums.

Gruppe der Physophoridae.

III. Familie der Agalmiden.

1) Forskalia contorta.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: die Anlage des Stiels der Gonophoren-Traube.
Abkunft der Keimzellen: jugendliche Entodermzellen [2]).
Reifungsstätte:
der weiblichen Geschlechtszellen: der Spadix reducirter und umgebildeter medusoider Gonophoren.
der männlichen Keimzellen: das Ektoderm des Manubriums medusoider Gonophoren.
Wanderungen:
der männlichen Keimzellen: von der Keimstätte in die Entodermkuppe der Gonophor-Knospe; von dort ins Ektoderm des Manubriums.
der weiblichen Keimzellen: keine.

2) Agalma rubrum.

Keimstätte: das Entoderm.
Keimzone: die Anlage der Gonophoren-Traube.
Abkunft der Keimzellen: von jugendlichen Entodermzellen [2]).

---

1) Soweit die direkte Beobachtung reicht; vergl. in Bezug auf diesen Punkt den „Allgemeinen Theil".
2) Mit demselben Vorbehalt wie bei Hippopodius.

Reifungsstätte:

der weiblichen Keimzellen: die Spadix-Schicht reducirter und umgebildeter medusoider Gonophoren,

der männlichen Keimzellen: das Ektoderm des Manubriums sich vom Stock loslösender medusoider Gonophoren.

Wanderungen:

der männlichen Keimzellen: von der Keimstätte durch die Entodermkuppe der Gonophoren in das Ektoderm des Manubriums,

der weiblichen Keimzellen: keine.

Gruppe der Discoiden.

1) Velella spirans.

Keimstätte: das Ektoderm.

Keimzone: das Manubrium der freien Meduse.

Reifungsstätte: das Ektoderm des Manubriums der frei lebenden Meduse.

2) Porpita meditteranea.

Keimstätte: } nicht näher bestimmt, aber in der Meduse nach deren Loslösung gelegen.
Keimzone: }

V. Allgemeiner Theil.

Schlüsse aus den Thatsachen.

A. Die Hypothese der Keimstätte-Verschiebung.

Wenn man die im vorhergehenden Abschnitt zusammengestellten Thatsachen überblickt, so erhält man zunächst den Eindruck, dass ein einheitliches Gesetz über der Entstehung der Keimzellen bei den Hydromedusen überhaupt nicht walte, dass die Keimzellen ohne Regel und Zusammenhang bald hier, bald dort entstehen und besonders, dass ihre Entstehung nicht in bestimmten, festen Beziehungen zu den Keimblättern stehe. Die Ansicht, zu der ich vor Jahren als vorläufigem Resultat meiner ersten Untersuchungen auf diesem Gebiete hingeführt wurde [1]), scheint sich zu bestätigen, dass nämlich eine einheitliche Abstammung der Keimzellen aus einem Keimblatt nicht besteht, dass vielmehr bald das Entoderm, bald das Ektoderm die Keimzellen liefert, bald beide Keimblätter zusammen, und auch dann wieder scheinbar regellos, indem bald das Ektoderm die männlichen, das Entoderm die weiblichen Keimzellen hervorbringt (Campanularia flexuosa), bald umgekehrt (Eudendrium racemosum). Und nicht nur die Beziehung zu den Keimblättern schwankt — wie es scheint — ordnungslos hin und her, sondern auch die Beziehungen zu den einzelnen Individuen der Kolonie; bald liegt die Keimzone im Manubrium der Meduse, bald im Coenosarc des Stammes oder der Zweige, bald wiederum in der Gonophoren-Knospe. Es hat fast den Anschein, als könnte jede Stelle des Stockes unter Umständen Geschlechtszellen hervorbringen und die Elemente jedes der beiden Keimblätter je nach Opportunitätsgründen sich in männliche oder weibliche Keimzellen umwandeln. Man wird fast geneigt anzunehmen, dass bei den niedersten Metazoen, den zweiblättrigen Coelenteraten, noch keine so scharfe Sonderung der Keimblätter eingetreten sei, wie dies bei den höheren Metazoen der Fall ist, dass hier beide Keimblätter die Fähigkeit besitzen möchten, Geschlechtszellen aus sich heraus zu differenziren, während erst bei den höheren Metazoen sich diese Fähigkeit auf eines der drei Keimblätter concentrirt hätte. Freilich wäre damit — auch wenn es sich wirklich so verhielte — die wechselvolle Lage der Keimstätte bei den Hydromedusen noch keineswegs aufgeklärt, sondern es bliebe immer noch übrig zu zeigen, warum in dem einen Fall das Ektoderm, im andern Fall das Entoderm Erzeuger der Geschlechtszellen ist. Denn offenbar hängt dies nicht von bedeutungslosen Zufälligkeiten ab. Wäre dies der Fall, so könnte unmöglich die Keimstätte für jede Art eine fest bestimmte sein, sie würde vielmehr hin und her schwanken, bald im Ektoderm, bald im Entoderm liegen, bald an diesem, bald

1) „Zool. Anzeiger" 1880, p. 232.

an jenem Orte der Kolonie. Dies ist aber grade nicht der Fall, die Keimstätte ist eine fest bestimmte für jede Art, ebenso wie die Keimzone.

Dies ist die eine Thatsache, welche einen festen Anhalt gewährt, und die andere ist die, dass es niemals histologisch differenzirte Zellen sind, welche sich zu Geschlechtszellen umwandeln, sondern immer solche von gewissermassen embryonalem, d. h. äusserlich noch unbestimmtem Charakter. Im Gegensatz zu den früheren Angaben darüber hat sich bei allen Arten in voller Uebereinstimmung gezeigt, dass die Geschlechtszellen immer durch Differenzirung jugendlicher Zellen entstehen. Die mehrfach wiederholten Angaben von entodermalen Epithelzellen, welche ihre Geissel einziehen, in die Tiefe des Entoderms rücken und sich zu Eizellen umwandeln, haben sich nicht bestätigt, sie beruhen alle auf Täuschung. Wenn die Keimstätte im Ektoderm liegt, lässt sich weniger leicht sagen, welche Zellen bereits zu Epithelzellen differenzirt sind und welche nicht und der Anschein einer Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen kann leichter zu Stande kommen, allein ohne Ausnahme befinden sich die Zellen der Keimstätte in raschester Vermehrung und die jungen, neu entstandenen Zellen sind es, welche die Umwandlung eingehen. Aehnlich verhält es sich auch bei Arten, deren Keimstätte im Manubrium der Medusenknospe liegt. Hier kommt es vor, dass, ehe noch eine Wucherung des Ektoderms eingetreten ist, einzelne der in einfacher Schicht gelagerten Zellen die Differenzirung eingehen, und man könnte geneigt sein, hierin einen Beweis für die Umwandlung histologisch differenzirter Gewebszellen zu Geschlechtszellen zu erblicken. Dabei würde man aber übersehen, dass die ganze Medusenknospe aus jungen, noch gar nicht oder nur unvollständig histologisch differenzirten Zellen besteht.

Wenn nun die beiden genannten Punkte feststehen: 1) dass die Keimstätte für jede Art eine fest bestimmte ist und 2) dass es nur Zellen von embryonalem Charakter sind, welche zu Geschlechtszellen werden, so scheint mir daraus soviel jedenfalls hervorzugehen, dass nicht jede beliebige Zelle unter Umständen zur Geschlechtszelle werden kann, sondern dass es bestimmte, im Voraus determinirte Zellgenerationen sind, welche die Umwandlung eingehen. Dies ist sogar, wenn man will, nur eine Uebersetzung der Thatsache, dass die Keimstätte localisirt ist.

Sobald man aber einmal bei dieser Auffassung angelangt ist, so muss es sehr befremdlich erscheinen, dass die Keimstätte der verschiednen Arten der Hydromedusen so gar keine Beziehung zueinander haben, bald hier und bald da, bald im Ektoderm, bald im Entoderm liegen soll, ohne dass ein Zusammenhang dieser Verschiedenheit auffindbar wäre. Denn die Arten sind auseinander hervorgegangen, und wenn man auch annehmen wollte, dass wir jetzt Descendenten-Reihen nicht mehr überblicken können, weil wir nur noch deren letzte Ausläufer vor uns haben, so stehen uns doch gar manche Gruppen nächst verwandter Arten unter den Lebenden zur Verfügung, und auch bei diesen finden wir die grössten Verschiedenheiten in der Lage der Keimstätte. Die systematische und also auch nahezu die genetische Verwandtschaft deckt sich nicht mit den verschiednen Modalitäten der Keimstätte. Oft findet sich bei nächstverwandten Gattungen ein ganz verschiedner Modus der Keimzellen-Bildung; so bei Coryne, Syncoryne und Cladocoryne oder bei Podocoryne und Hydractinia, bei Clava und Dendroclava; oft beziehen sich die Unterschiede auch nur auf das eine Geschlecht, wie z. B. bei Campanularia flexuosa und Opercularella (Campanulina) lacerata, bei welchen zwar die weibliche Keimstätte übereinstimmend im Entoderm gelegen ist, die männliche aber verschieden, bei Campanularia im Ektoderm, bei Campanulina im Entoderm. Zieht man auch die Keimzone mit in Betracht, d. h. die Topographie der Keimstätte im Stock, so wird

die Regellosigkeit noch grösser, denn jetzt trennen sich selbst Gattungen mit gleich lautender Keimstätte, wie Heterocordyle und die nächstverwandte Perigonimus, da bei Letzterer die Keimzellen aus dem Ektoderm des Medusen-Manubriums hervorgehen, bei Ersterem aus dem Ektoderm der Blastostylwand. Wenn also hier nicht sinnloser Zufall herrscht, sondern ein Gesetz, so muss dies bis zu gewissem Grade unabhängig sein von der systematischen und genetischen Verwandtschaft und die Verschiedenheiten der Keimstätte müssen von solchen Differenzen abhängen, wie sie zwischen nächsten Verwandten vorkommen.

Die grössten Form-Differenzen nun, welche zwischen nächsten Verwandten vorkommen, beziehen sich auf die Geschlechtsindividuen. Zwei Arten können in allen übrigen Theilen fast identisch sein und trotzdem durchaus unähnliche, weit verschiedne Geschlechtsindividuen hervorbringen. So sprechen es die Systematiker gradezu aus, dass z. B. zwischen den Gattungen Obelia und Campanularia oder Gonothyraea kein definirbarer Gattungsunterschied übrig bleibt, wenn man die Gonangien mit den Gonophoren wegdenkt; der Unterschied liegt hier allein in dem Bau der Gonophoren; Obelia producirt freie Medusen, Gonothyraea sessile Medusen, Campanularia einfache, sessile Gonophoren. Aehnliche Fälle lassen sich in grosser Zahl anführen; Niemand würde daran gedacht haben, Podocoryne und Hydractinia in zwei Gattungen zu trennen, brächte nicht die eine Medusen, die andere sessile Gonophoren hervor; Coryne und Syncoryne lassen sich gradezu nicht voneinander unterscheiden, wenn sie sich nicht in geschlechtlicher Fortpflanzung befinden und dasselbe sagt *Hincks* von Wrightia und Perigonimus u. s. w. Das grösste Mass von Form-Verschiedenheit, welches bei nächsten Verwandten vorkommt, bezieht sich somit auf die Geschlechtsindividuen, oder mit andern Worten, es sind häufig nur oder vorwiegend die Geschlechtsindividuen gewesen, welche phyletische Umgestaltungen eingingen, während die übrigen Theile der Kolonie nahezu unverändert blieben. Wenn nun aber Umgestaltungen der Geschlechtsindividuen selbständig bei einzelnen Arten eintreten konnten, so liegt die Vermuthung nahe, dass in ihnen auch die Ursache der Differenzen in der Genese der Sexualzellen zu suchen sein werde, oder dass doch beide Erscheinungen aus gemeinsamer Wurzel hervorgewachsen seien.

Prüfen wir diese Vermuthung an den Thatsachen, so scheint es am zweckmässigsten, mit den Tubularinen zu beginnen, weil hier die grösste Mannichfaltigkeit sowohl der Gonophoren-Bildung als der Keimzellen-Genese vorliegt.

Gruppirt man die im speciellen Theil behandelten Tubularinen-Arten nach dem Bau ihrer Geschlechtsindividuen, so bekommt man zwar immer noch keine Gruppen mit völlig identischer Keimstätte, aber doch schon eine sehr viel grössere Uebereinstimmung, als wenn man sie nach der systematischen Verwandtschaft zusammen ordnet. Ich unterscheide vier Gruppen, deren erste die Arten mit Medusenbrut umfasst, die zweite diejenigen mit Gonophoren von medusoidem Bau, sei derselbe schwächer oder stärker ausgesprochen, die dritte die Arten, deren Gonophoren keine Spur medusoiden Baues aufweisen, und die vierte die einzige Gattung, deren Gonaden im Hydranthen selbst liegen.

Die Gonaden bilden sich im Innern von:

I. Medusen	II. medusoiden Gonophoren	III. Sporophoren	IV. der Leibeswand des Hydranthen
Dendroclava	Cladocoryne	Cordylophora	Hydra
Bougainvillia	Pennaria	Heterocordyle	
Perigonimus	Tubularia	Corydendrium	
Cladonema	Clava	Eudendrium	
Corymorpha	Hydractinia		
Syncoryne	Pachycordyle		
Podocoryne	Coryne		

Es wird sich nun darum handeln, zu untersuchen, ob und inwieweit die Beschaffenheit der Geschlechtsindividuen mit der Lage der Keimstätte parallel geht und welche Beziehungen überhaupt zwischen beiden bestehen.

In der ersten Gruppe herrscht eine beinahe vollständige Uebereinstimmung in Bezug auf die Entstehung der Keimzellen, für die männlichen Keimzellen sogar eine vollständige; bei allen sieben Gattungen bilden sich die Spermarien aus dem Ektoderm des Manubriums. Auch die Ovarien entstehen bei den sechs ersten Gattungen aus demselben Material, nur Podocoryne macht eine Ausnahme, indem bei ihr die Keimstätte im Entoderm der primären Medusen-Knospe liegt, bevor es noch zur Anlage des Manubriums gekommen ist.

Die zweite Gruppe zeigt schon grosse Verschiedenheiten. Bei Cladocoryne verhält es sich noch ganz wie in der ersten Gruppe, die Keimstätte liegt im Ektoderm des Manubriums. Bei den folgenden Gattungen: Pennaria und Tubularia bilden sich die Keimzellen zwar aus demselben Zellmaterial, aber zu einer Zeit, in welcher das Manubrium noch nicht vorhanden ist; sie entstehen aus einem Theil der Zellen, welche das innere Blatt des Glockenkernes zusammensetzen.

Bei Clava liegt nur die Keimstätte der männlichen Geschlechtszellen im Glockenkern, die der weiblichen aber im Entoderm des Hydranthen an der Knospungsstelle der Gonophoren, sowie im gemeinsamen Stiel der Gonophoren-Traube.

Noch stärker ist die Abweichung bei Hydractinia, indem hier beiderlei Geschlechtszellen im Entoderm des Blastostyls ihren Ursprung nehmen.

Bei der nur im männlichen Geschlecht bekannten Pachycordyle treten die Keimzellen ebenfalls im Entoderm des Gonophorenträgers auf, der indessen hier kein Blastostyl, sondern ein Hydranthenstiel ist.

Bei Coryne endlich liegt die Keimstätte für beide Geschlechter im Entoderm, und zwar im Entoderm der Gonophoren-Knospe, an derselben Stelle, an welcher sich bei andern Arten der Glockenkern durch eine Verdickung des Ektoderms bildet. Hier ist es im Gegentheil eine Wucherung der im Entoderm liegenden Zellen, aus welcher die Geschlechtszellen hervorgehen.

Ich lasse die dritte und vierte Gruppe einstweilen noch ganz bei Seite und wende mich zu dem Versuch, die Abweichung von der Regel, die in der ersten, und die Verschiedenheit, welche in der zweiten Gruppe in Bezug auf die Lage der Keimstätte hervorgetreten ist, auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen. Soviel steht jedenfalls fest, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen ge-

wissen Arten der ersten und der zweiten Gruppe anzunehmen ist, sowie weiter, dass ein solcher auch zwischen den beiden Formen von Geschlechtsindividuen besteht, welche diese Gruppen charakterisiren; es kann sich höchstens darum handeln, ob die Medusen weiter entwickelte Gonophoren oder die Gonophoren rückgebildete Medusen sind. Ich bin bestimmt der letzteren Ansicht, die übrigens heutzutage wohl überhaupt die herrschende ist, und werde sie später zu begründen versuchen. Darf ich sie hier anticipiren, so lässt sich durch eine sehr einfache Annahme ein befriedigendes Verständniss anbahnen und Klarheit in die scheinbar so verworrenen Keimbildungs-Verhältnisse bringen: Die verschiedene Lage der Keimstätte beruht auf einer phyletischen Verschiebung derselben und diese ist eingetreten in dem Masse, als die freie Medusenbrut sich zu sessilen Brutsäcken umwandelte.

Dem ersten Schritt dieses Verschiebungs-Processes begegnen wir bei denjenigen medusoiden Gonophoren, deren Geschlechtszellen direkt aus dem Glockenkern sich bilden (Pennaria, Tubularia).

Zwischen ihnen und den freien Medusen besteht zwar ein Unterschied in der Lage der Keimstätte, aber mehr ein zeitlicher als ein örtlicher. Bei den meisten Medusen der ersten Gruppe bilden sich die Geschlechtszellen nicht im Glockenkern selbst, sondern in seinem Derivat, dem Ektoderm des Manubriums, und zwar oft, ja wohl in den meisten Fällen, erst nach der Loslösung der Meduse vom Stock (Cladonema), in andern aber schon gegen das Ende der Knospen-Entwicklung, kurz vor der Ablösung der Meduse (Dendroclava, Perigonimus). Wenn wir die Gonophoren von Medusen herleiten, so hat also hier eine zeitliche Verschiebung der Gonaden-Entwicklung stattgefunden, indem die Differenzirung der Geschlechtszellen zuerst aus der Zeit des freien Lebens der Meduse in deren Knospungszeit verlegt wurde, dann aber noch weiter zurück aus dem Ende der Knospen-Entwicklung in den Anfang derselben. Mit dem ersten Schritt war eine örtliche Verschiebung der Keimstätte nicht verbunden, die Keimzellen differenzirten sich nach wie vor aus dem Ektoderm des Manubriums; der zweite dagegen musste deshalb auch eine örtliche Verschiebung nach sich ziehen, weil nun die Geschlechtsanlage zu einer Zeit erfolgte, in welcher das Manubrium in der Knospe noch nicht angelegt ist, vielmehr nur das Embryonalorgan, aus welchem das Ektoderm des Manubriums hervorgeht: der Glockenkern. So besteht also der erste Schritt in der örtlichen Verschiebung der Keimstätte darin, dass dieselbe aus dem Ektoderm des Manubriums in den Glockenkern zurückrückt.

Fragen wir nach dem Erfolg dieses Verschiebungsprocesses, so kann dieser kein andrer sein, als eine Beschleunigung der Keimreife, denn unter sonst gleichen Umständen werden die Geschlechtszellen um so früher die Reife erlangen, je früher sie angelegt werden, und das Hauptmotiv des Verschiebungsprocesses wird also in einer Beschleunigung der Geschlechtsreife des einzelnen Geschlechts-Individuums zu suchen sein.

Sollte nun die Gonaden-Entwicklung noch mehr beschleunigt, die Geschlechts-Anlage in noch frühere Zeit zurückgerückt werden, so mussten stärkere örtliche Verschiebungen der Keimstätte zu Stande kommen, die Keimzellen mussten sich vor der Anlage des Glockenkerns in der jungen Gonophoren-Knospe differenziren. Es boten sich da zwei Möglichkeiten: Einmal konnte die Keimstätte im Ektoderm, in dem sie sich ja befand, weiter zurückrücken, also in die Seitenwand der jungen Gonophoren-Knospe oder die Keimstätte konnte in das andere Keimblatt, in das Entoderm der jungen Knospe verlegt werden. In beiden Fällen wäre der Vorgang so zu denken, dass die Differenzirung scheinbar gewöhnlicher Ektodermzellen zu Keimzellen eine, dann mehrere Zellgenerationen früher erfolgte, so dass jetzt nicht die bereits den Glockenkern zusammensetzenden Ektodermzellen, sondern deren Vorfahren ersten, zweiten, dritten Grades die Diffe-

renzirung eingingen. Bei der zweiten Möglichkeit müsste zugleich eine Auswanderung der noch undifferenzirten Keimzellen oder ihrer unmittelbaren Erzeuger ins Entoderm angenommen werden. Ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen und bemerke nur einstweilen, dass von mechanischer Seite einer solchen Annahme Nichts im Wege steht, da bei Pachycordyle nachgewiesen werden konnte, dass gewöhnliche Ektodermzellen sich tief in die dicke Stützlamelle einbohren können, wie denn auch bei derselben Art die Abkunft der im Entoderm sich differenzirenden Keimzellen von eingewanderten Ektodermzellen zu einem der Gewissheit nahen Grade von Wahrscheinlichkeit erhoben werden konnte.

Es fragt sich nun, welcher dieser beiden möglichen Wege weiterer Keimstätte-Verschiebung thatsächlich eingeschlagen worden ist.

Wenn man nur die beiden ersten Gruppen der Tubularinen ins Auge fasst, so begegnet man nur der Verlegung der Keimstätte ins Entoderm, in der dritten Gruppe der Tubularinen und bei den Campanulariden aber kommen einzelne Fälle vor, welche beweisen, dass auch der andere Weg, der der Verschiebung im Ektoderm eingeschlagen worden ist. Beschränken wir uns zunächst auf die Betrachtung der beiden ersten Tubularinen-Gruppen, so finden wir bei allen Arten, deren Keimstätte nicht im Ektoderm des Manubriums oder im Glockenkern liegt, eine entodermale Keimstätte. Besonders lehrreich sind dabei solche Arten, wie Podocoryne und Clava, bei welchen die Spermarien und Ovarien verschiedne Keimstätten besitzen, bei welchen also meiner Auffassung zu Folge die phyletische Verschiebung der Keimstätte nur in dem einen Geschlecht oder doch in dem einen stärker als in dem andern eingetreten ist. Bei Podocoryne differenziren sich die Spermarien noch im Ektoderm des Manubriums, die Eizellen dagegen im Entoderm der jungen Medusenknospe, bei Clava liegt die Keimstätte der Spermarien im Glockenkern, die der Eizellen im Entoderm des gemeinsamen Gonophorenstiels. Nicht minder interessant ist aber auch der Vergleich zweier nahe verwandter Arten wie Podocoryne und Hydractinia. Bei Letzterer liegt die Keimstätte von beiderlei Gonaden im Entoderm des Blastostyls, während bei Podocoryne, wie eben erwähnt, die Spermarien noch die ursprüngliche Keimstätte im Ektoderm des Manubriums einhalten und nur die Eizellen im Entoderm entstehen, aber nicht im Entoderm des Blastostyls, sondern noch in dem der jungen Medusenknospe.

Es liegen also hier zwei weitere Stadien des phyletischen Verschiebungsprocesses der Keimstätte vor. Wenn wir als erstes Stadium die Entstehung im Ektoderm des Manubriums bezeichnen, als zweites die im Glockenkern, so wird das dritte Stadium dasjenige sein, welches die weibliche Podocoryne repräsentirt, d. h. die Differenzirung im Entoderm der jungen Geschlechtsknospe und das vierte die Differenzirung im Entoderm des Gonophoren-Trägers, also des Blastostyls oder des Hydranthen, von welchem die Gonophoren entspringen. Hier kann dann die Keimstätte wieder näher (Clava) oder ferner (Hydractinia) vom Knospungspunkt der Gonophoren liegen.

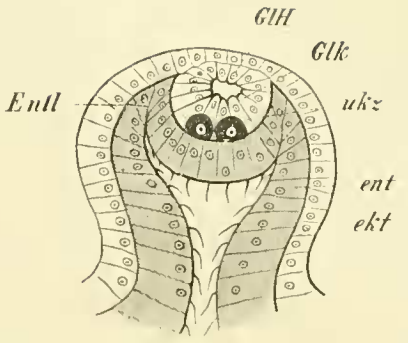
Diese phyletischen Verschiebungen wird man sich also so vorzustellen haben, dass diejenigen Ektodermzellen, von welchen direkt Keimzellen hervorgehen, und die ich als Ur-Keimzellen bezeichnen will, in immer früheren Stadien der Gonophoren-Genese ins Entoderm durchbrechen, um dort Keimzellen den Ursprung zu geben. Während sie im zweiten Stadium (Keimstätte im Glockenkern) ihre Lage im Ektoderm noch beibehalten (Holzschnitt 11), wandern sie im dritten (Holzschnitt 12) während des Emporwachsens der jungen Gonophoren-Knospe ins Entoderm derselben ein, im vierten Stadium aber erfolgt diese Einwanderung, ehe noch die Knospe sich gebildet hat, also noch in der Wand des Gonophoren-Trägers (Holzschnitt 13).

Es wird sich später zeigen, dass die Verschiebung der Keimstätte noch bedeutend weiter gehen kann, für jetzt handelt es sich aber darum, das bis jetzt Dargelegte nach allen Seiten fester zu begründen, und dazu gehört vor Allem die Feststellung eines sehr bedeutsamen Punktes, des Verhältnisses der Keimstätte zur Reifungsstätte.

Bei den Medusen fällt Keimstätte und Reifungsstätte der Gonaden noch zusammen, beide liegen im Ektoderm des Manubriums; bei der Verlegung der Ersteren in den Glockenkern wird die alte Reifungsstätte beibehalten, wie es nicht anders sein kann, da die Keimzellen des Glockenkerns ganz von selbst im Laufe des Wachsthums der Gonophoren-Knospe in das Ektoderm des Manubriums zu liegen kommen; das innere Blatt des Glockenkerns wird ja in allen Fällen zum Ektoderm des Manubriums. Wie verhält es sich aber, wenn die Keimstätte sich ins Entoderm verschiebt? Die Beobachtung gibt darauf die sehr bestimmte Antwort, dass auch dann die alte Reifungsstätte beibehalten wird, dass die Keimzellen, welche im Entoderm der Gonophoren-Knospe, des Blastostyls oder Hydranthen sich differenzirten, ausnahmslos in das Ektoderm des Manubriums zurückwandern. Sie bleiben nur solange im Entoderm, bis das Manubrium anfängt, sich zu bilden, dann wandern sie in den Ektoderm-Ueberzug desselben aus, ja in manchen Fällen schon kurze Zeit vor dessen Emporwachsen in die untere Wand (das innere Blatt) des Glockenkerns.

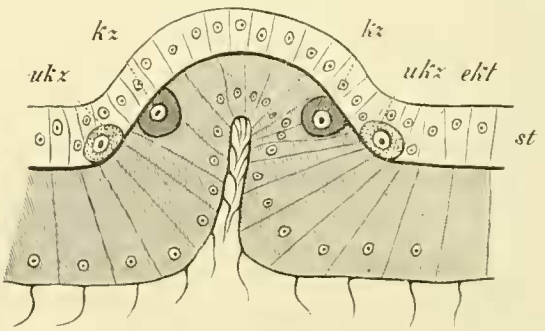
Mir scheint, dass dieser Umstand in hohem Grade die Hypothese der Keimstätte-Verschiebung unterstützt, denn ich wüsste nicht, wie diese stete Rückkehr der wo immer differenzirten Geschlechtszellen anders ausgelegt werden könnte, als dass der phyletische Process der Keimstätte-Verschiebung von vornherein mit einer Auswanderung der fertigen Keimzellen in den Glockenkern oder das Ektoderm des Manubriums verbunden war. Grade diese Wanderung der Keimzellen deutet darauf hin, dass die entodermale Lage, welche die Keimstätte bei vielen Arten besitzt, keine ursprüngliche ist, denn zuerst müssen Keimstätte und Reifungsstätte identisch gewesen sein, wie sie es auch bei Hydra und den meisten Medusen der Tubularinen noch

Fig. 11.



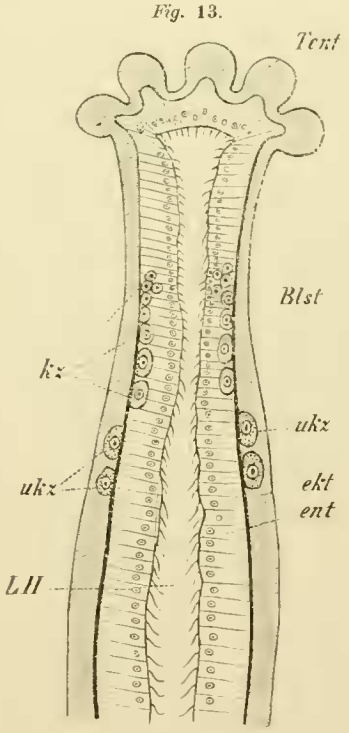
Zweites Stadium der Keimstätte-Verschiebung. Schema einer Medusenknospe oder einer medusoiden Gonophoren-Knospe. *Glk* Glockenkern, *GlH* Anlage der Glockenhöhle, *Entl* primäre Entoderm-Lamelle, *ukz* Urkeimzellen.

Fig. 12.



Drittes Stadium der Keimstätte-Verschiebung. Schema einer Gonophoren-Knospe vor Bildung des Glockenkerns. *ukz* Ur-Keimzellen, welche ins Entoderm wandern und dort den Keimzellen (*kz*) Ursprung geben (Podocoryne-Weibchen).

Fig. 13.



Viertes Stadium der Keimstätte-Versehiebung. Schema eines jungen Blastostyls von Hydractinia vor der Gonophoren-Bildung. *ukz* Ur-Keimzellen, *kz* ihre Nachkommen im Entoderm.

heute sind. Dass bei einer phyletischen Verschiebung der Keimstätte — dieselbe als bewiesen angenommen — nicht auch die Reifungsstätte mit verschoben werden musste, lässt sich leicht einsehen, denn offenbar verlangt die Differenzirung von Keimzellen andere Bedingungen als ihre Reifung, und eine bestimmte Stelle des Organismus kann für die Entstehung der Keimzellen vollkommen günstig sein, während sie für ihre Reifung die erforderlichen Bedingungen nicht bietet. Dies leuchtet sogleich ein, wenn man eine Art ins Auge fasst, deren Keimstätte im Blastostyl liegt, z. B. Hydractinia. Hier bedarf es keines besondern Beweises, dass die Wand des Blastostyls unmöglich im Stande ist, dieselbe Menge von Geschlechtszellen in sich zur Reife zu bringen, welche in ihr entstehen kann und welche in den vielen blindsackartigen Ausstülpungen ihrer Wand, den Gonophoren, bequem Platz und Nahrung zum Reifen finden. Wenn also die Geschlechtszellen nicht blos entstehen, sondern auch reifen sollten, so mussten sie von ihrer neuen Keimstätte, dem Blastostyl, in ihre alte Reifungsstätte, das Gonophor, hinwandern. Aehnlich wird es sich aber auch schon im vorhergehenden Stadium der Keimstätte-Verschiebung verhalten haben; die Keimzellen, welche im Entoderm der Gonophoren-Knospe anstatt wie früher im Glockenkern sich differenzirten, fanden dort nicht auch schon die Bedingungen zu ihrer Reifung, wie sie ihnen von ihrer alten Reifungsstätte, dem Ektoderm des Manubriums, geboten worden waren, welches seit langen Generationsreihen sich der Funktion, als Reifungsstätte zu dienen, angepasst hatte. Es würde zwar kaum möglich sein, im Speciellen nachzuweisen, welcherlei altererbte Anpassungen hier vorliegen, dass aber ein Theil eines Organismus, der seit lange einer bestimmten Funktion vorsteht, für diese gewissermassen aufs Beste hergerichtet ist, wird man nicht in Zweifel ziehen wollen. Steht aber dies fest, dann folgt weiter, dass eine Verlegung auch der Reifungsstätte ins Entoderm neue Anpassungen erfordert hätte — falls sie überhaupt im speciellen Fall ausführbar gewesen wären — und dass somit die Rückkehr der im Entoderm differenzirten Geschlechtszellen an die alte Reifungsstätte, falls möglich, das einfachste Auskunftsmittel war.

Sobald aber einmal diese Wanderung der Geschlechtszellen von ihrer neuen Keimstätte an die alte Reifungsstätte eingeführt war, so musste sie auch auf alle nachfolgenden Stadien der Keimstätte-Verschiebung übertragen werden, denn jetzt kam bei der Feststellung der Reifungsstätte nicht mehr die blosse Utilität in Betracht, sondern die Einrichtung dieser Wanderung bestand bereits als feste Institution, von welcher einerseits ohne zwingende Gründe nicht abgegangen werden konnte und welche sich andrerseits ohne Schwierigkeit allmälig auf weitere Entfernungen ausdehnen liess.

So sehen wir denn in der That diese Wanderung ins Ektoderm des Manubriums oder in die demselben entsprechende Schicht fast bei allen Gonophoren beibehalten, welche noch irgend einen Grad von medusoidem Bau an sich tragen, auch dann selbst, wenn ein besondrer physiologischer Vortheil nicht mehr darin gelegen sein kann. So kann z. B. bei der weiblichen Hydractinia diese Wanderung ins Ektoderm des Manubriums schwerlich noch einen andern Sinn haben, als den einer phyletischen Reminiscenz, einer ontogenetischen Wiederholung der Stammesgeschichte. Die Keimzellen wandern früh schon aus dem Entoderm ins Ektoderm des Manubriums aus, werden aber dann von Entodermzellen theilweise umwachsen, so dass ihre Lage in physiologischer Hinsicht gewiss einer Lage im Entoderm selbst ganz gleich kommt. Noch auffallendere Beispiele sollen später von Siphonophoren angeführt werden. In allen solchen Fällen ist gewissermassen der ganze Auswanderungsprocess in den Glockenkern überflüssig, die Umwachsung der Eizellen durch Entodermzellen hätte sich leichter und kürzer erreichen lassen, wenn dieselben gleich im Entoderm geblieben wären, allein der einmal anererbte Entwicklungsgang konnte nicht ohne Weiteres verlassen werden, und so würde denn das Ziel der mehr oder minder vollständigen Einschliessung der Eizellen zwischen Entodermzellen

auf Umwegen erreicht, wie ja überhaupt die Wege der Entwicklungsgeschichte sehr häufig keine graden sind.

Von medusoiden Gonophoren kenne ich nur einen Fall, in welchem die von entodermaler Keimstätte stammenden Keimzellen nicht bis an die althergebrachte Reifungsstätte, das Ektoderm des Manubriums, wandern, sondern im Entoderm desselben bleiben und dort das Spermarium bilden; es sind dies die männlichen Gonophoren von Pachycordyle. Ob die Ursache dieser Ausnahme von der Regel etwa in der sehr bedeutenden Grösse der Gonophoren, welche eine Verzweigung des Spadix nöthig machten, liegt oder in andern Verhältnissen, ist um so schwerer zu entscheiden, als die weiblichen Gonophoren dieser Art nicht bekannt sind. Es liegt aber auf der Hand, dass diese eine Ausnahme die Regel nicht aufhebt, noch ihre Deutung überflüssig macht.

Es wurde oben gezeigt, dass die weitere Verschiebung der Keimstätte vom Glockenkern aus auf zwei Wegen geschehen konnte und auch wirklich geschehen ist, nämlich mit Verbleib im Ektoderm oder mit Verlegung ins Entoderm. Es wurde auch bemerkt, dass in der grossen Mehrzahl der Fälle der letztere Weg, obgleich der umständlichere, eingeschlagen wurde, und es fragt sich, wie dies zu verstehen ist.

Man wird zunächst an bessere Ernährung denken, die den Keimzellen im Entoderm geboten werden könnte. Ich werde später auf diesen Punkt zurückkommen und zu zeigen versuchen, dass diese auf den ersten Blick sehr plausible Erklärung bei näherem Zusehen sich nicht als stichhaltig erweist; ich glaube nicht, dass Keimzellen, wenn sie im Entoderm liegen, besser ernährt werden, als im Ektoderm. In dem vorliegenden Falle muss schon der Umstand an einer solchen Auslegung irre machen, dass die jungen Keimzellen — man darf wohl sagen — so schnell als möglich das Entoderm wieder verlassen; kaum fängt das Manubrium an sich zu erheben, ja oft schon kurz vorher, so wandern sie ins Ektoderm hinüber. Ich glaube vielmehr, dass die Verschiebung der Keimstätte ins Entoderm deshalb vorgezogen wurde, weil eine Anhäufung von Geschlechtszellen im Ektoderm mit dem Aufgeben der Medusen-Form hätte verbunden sein müssen. Wie sollte der Glockenkern seine fundamentale Rolle im Aufbau des Medusoids spielen können, wenn das Ektoderm der Seitenwand der Knospe mit Geschlechtszellen beladen wäre? Es hätten ganz neue Einrichtungen am Medusoid angebracht werden müssen, von denen wir nicht sagen können, ob sie überhaupt zulässig oder erreichbar waren. Thatsache ist jedenfalls, dass alle Gonophoren, in deren Ektoderm entweder die Keimzellen entstehen oder doch ganz früh schon einwandern, keine Medusoid-Form besitzen; so nicht nur die Gonophoren von Cordylophora und Heterocordyle, deren phyletische Abstammung einstweilen noch zweifelhaft bleibt, sondern auch die Gonophoren solcher Arten, welche mit Medusen-tragenden Arten nächst verwandt sind, ja bei welchen die Gonophoren des andern Geschlechtes noch Medusoide sind. Das Letztere ist z. B. bei Campanularia flexuosa der Fall, deren männliche Gonophoren schon in der Entstehung zahlreiche Keimzellen im Ektoderm enthalten und in der That keine Spur medusoiden Baues mehr annehmen, während die weiblichen Gonophoren, welche ihre Eizellen im Entoderm differenziren, noch eine Entodermlamelle, überhaupt eine wenn auch verkümmerte Glockenwand erkennen lassen.

Man könnte nun freilich fragen, warum es denn überhaupt vortheilhaft war, die medusoide Form des Gonophors beizubehalten; die Antwort liegt aber in der mannichfachen Art der Verwendung, welche diese Form bei so vielen Arten gefunden hat. Der Glockenraum bietet ja fast unverändert durch blosse Schliessung des Glockenmundes eine vortreffliche Brutstätte für die befruchteten Eier und ist thatsächlich bei allen Arten mit medusoiden sessilen Gonophoren so verwendet worden. Es

ist keine Widerlegung dieser Auffassung, wenn man darauf hinweisen wollte, dass auch einfache Sporophoren als Bruträume Verwendung gefunden haben, wie z. B. bei Cordylophora oder Heterocordyle. Denn einmal ist dies bei andern Sporophoren-tragenden Arten, wie Eudendrium und Corydendrium nicht der Fall, und es müssen harte Eischalen gebildet werden, um den mangelnden Schutz der Gonophoren-Hülle zu ersetzen, und dann ist doch nicht zu vergessen, dass auch bei Brutkapseln, wie sie Cordylophora und Heterocordyle besitzen, gewisse Eigenschaften, z. B. eine grössere Stärke der Wandung, eine Gallerthülle u. s. w. erforderlich sind, ohne die sie nicht genügenden Schutz gewähren würden [1]). Solche Structur-Eigenthümlichkeiten aber müssen erst erworben werden, während die Medusenglocke bereits da war und nur verwendet zu werden brauchte, als die Rückbildung zum sessilen Gonophor begann. Alle neuen Einrichtungen in der phyletischen Entwicklung sehen wir aber stets an dem bereits Bestehenden anknüpfen. — So ist es also recht wohl verständlich, dass wenigstens im weiblichen Geschlecht die Medusenglocke in den meisten Fällen nicht ohne Weiteres aufgegeben wurde, und dass die Verschiebung der Keimstätte in einer Weise stattfand, dass die Ausbildung der Glocke dadurch nicht gehindert wurde. Im männlichen Geschlecht spielt sie offenbar eine minder bedeutende Rolle und hier sehen wir sie auch zuerst stark reducirt werden und zuletzt ganz schwinden.

Bei den weiblichen Gonophoren finden wir die Medusenglocke meist nur da aufgegeben, wo neue Schutzhüllen der Brutstätte hinzugekommen sind, wie sie z. B. die harten Gonotheken der Campanularinen und Sertularinen darbieten. Aber selbst dort bleiben — wie sich jetzt gezeigt hat — sehr häufig alle drei Zellschichten der Medusenglocke erhalten, wenn sie auch sehr dünn werden und nur noch geringen Schutz gewähren können (Plumularia).

Wenn es nun auch klar ist, dass bei sessilen Gonophoren eine möglichst frühe Enstehung der Keimzellen ein Vortheil war, indem sie auch zu früherer Reife der Geschlechtsprodukte führte, wenn somit die Verschiebung der Keimstätte in dem angeführten Sinne vollkommen gerechtfertigt erscheinen muss, so leuchtet es vielleicht doch nicht sogleich ein, warum derselbe Process auch bei Medusen eintreten kann, die doch ihre Geschlechtsprodukte erst nach Loslösung vom Stock entleeren. Es liegt aber durchaus kein Grund zu der Annahme vor, dass der Zeitpunkt der Geschlechtsreife für freie Medusen eine gleichgültige Sache sei. Im Gegentheil kann hier auf die Thatsache verwiesen werden, dass bei vielen Medusen-Arten der Zeitpunkt der Geschlechtsreife sehr variabel ist und dass viele, wenn nicht alle Arten geschlechtsreif werden, ehe sie ausgewachsen sind, oft in noch ganz jugendlichem Alter. *Haeckel* [2]) hat darauf bei Eucopiden, *Claus* [3]) bei Aequoriden hingewiesen; Ersterer hat noch besonders auf die grossen individuellen Schwankungen im Eintritt der Geschlechtsreife bei ein und derselben Art aufmerksam gemacht und grade diese Thatsache wird kaum anders gedeutet werden dürfen, denn als eine im Fluss begriffene Verschiebung des Reifungspunktes. Diese zieht aber nothwendig auch eine Verschiebung des Zeitpunktes der ersten Anlage nach sich, und sobald die Anlage der Keimzellen dadurch in die Knospen-Entwicklung der Meduse zurückrückt, auch eine örtliche Verschiebung der Keimstätte.

Grade dass dies schon bei freier Medusenbrut vorkommt, vermittelt allein das Verständniss der allmäligen phyletischen Umwandlung dieser Medusen in sessile Gonophoren, denn indem der Process

1) Ich habe absichtlich bei dieser Darlegung unberücksichtigt gelassen, dass die genannten beiden Arten nach meiner später zu begründenden Ansicht selbst medusoider Abstammung sind.

2) „System der Medusen".

3) „Arbeiten Wien. zool. Instituts" 1881, Bd. III, p. 283.

der Rückwärtsverschiebung der Keimstätte weiter fortschreitet, verschiebt sich auch der Reifungszeitpunkt in immer frühere Zeit und macht so schliesslich die Loslösung des Gonophors als freie Meduse überflüssig.

Wovon es nun abhängt, dass bei der einen Medusenart ein früherer Zeitpunkt der Geschlechtsreife angestrebt werden muss, als bei der andern, das liesse sich nur mit Hülfe einer genauen Kenntniss der Correlationen zwischen den einzelnen Theilen des Medusenkörpers errathen, sowie der äussern Lebensbedingungen und -beziehungen. Es soll im nächsten Abschnitt versucht werden, hierauf etwas genauer einzugehen; einstweilen genügt es, wenn zugegeben wird, dass Verschiebungen der Eintrittszeit der Geschlechtsreife nothwendig vorkommen müssen.

Auffallen muss es aber, dass die Verschiebungen der Keimstätte in den beiden Geschlechtern ein und derselben Art nicht immer parallel gehen. In der zweiten Gruppe der Tubularinen ist dies bei Clava und Podocoryne der Fall, es kommt aber auch sonst noch vor bei Cordylophora und Eudendrium und in allen diesen Fällen ist es stets die weibliche Keimstätte, welche in ihrem Verschiebungsprocess der männlichen vorauseilt.

Ich finde die Ursache darin, dass die Spermarien unter gleichen Bedingungen rascher zur Reife gelangen als die Ovarien. Ein bestimmtes Volum Protoplasma muss — ceteris paribus — ungleich rascher wachsen, wenn es in hundert Zellkörpern vertheilt ist, als wenn es nur eine einzige Zelle bildet. Ich fusse dabei auf den allgemeinen Beziehungen der Oberfläche zum Volum, von welchen die Energie der Assimilation und des Wachsthums wesentlich abhängt. Eine weit verbreitete Einrichtung, die das raschere Wachsthum der Eizellen zum Zweck hat, die Einrichtung der Nährzellen, scheint mir ein Beleg für die Richtigkeit dieser Anschauung. Hier wird gewissermassen die Gesammtmenge des Protoplasmas eines Ovariums in eine grössere Anzahl von Zellkörper zerspalten, als Eizellen gebildet werden sollen, und der Ueberschuss löst sich auf, nachdem er bis zu einem gewissen Maximum herangewachsen ist. Es ist gewiss nicht Zufall, sondern hängt genau mit diesen Verhältnissen zusammen, wenn wir nur bei solchen sessilen Gonophoren die Entstehung der Ovarien aus dem Glockenkern beibehalten sehen, welche ihre Eier mittelst Nährzellen zur Reife bringen. Unter den untersuchten Arten ist es nur Cladocoryne, Pennaria und Tubularia; bei den beiden Letzten werden aus etwa hundert Keimzellen nur vier bis acht Eier, bei der ersten wird aus mehr als fünfzig Keimzellen nur ein einziges Ei, ja es besteht wahrscheinlich nebenher noch eine Ernährung des Eies durch eine Art von Fruchtwasser.

Eine solche Zerspaltung der Keimmasse in viele einzelne Zellkörper findet nun bekanntlich bei den Spermarien der Hydroiden ausnahmslos statt: die männlichen Keimzellen, nachdem sie durch Theilung der noch indifferenten Urkeimzellen entstanden sind, wachsen nur kurze Zeit ohne Unterbrechung weiter, um sich dann fort und fort zu theilen und dabei immer kleiner zu werden, bis sie sich endlich in die winzigen Spermatozoen umgebildet haben. Dies sind offenbar sehr günstige Bedingungen für Ernährung und Wachsthum des Spermariums als Ganzes. Es begreift sich, dass in manchen Fällen kein Grund vorlag, um diese günstigen Bedingungen durch Verlegung der Urkeimzellen ins Entoderm noch weiter zu steigern, musste ja doch immer ein bestimmtes Verhältniss zwischen der Reifungszeit der Spermarien und der Ovarien bei jeder Art eingehalten werden.

Die weiblichen Keimzellen verhalten sich grade umgekehrt wie die männlichen; sie wachsen von dem Moment ihrer Entstehung an und fahren fort zu wachsen bis zu ihrer vollständigen Ausbildung, ihre Ernährung wird fortwährend relativ schwieriger. Wenn also nicht irgend eine besondere Ernährungseinrichtung hinzukommt, wie eben die der Nährzellen, so ist in der That ein Ovarium

weit ungünstiger gestellt in Bezug auf Raschheit des Wachsthums als ein Spermarium bei gleicher Lagerung.

Man darf dagegen nicht einzelne Fälle einwenden, bei denen die Keimstätte in beiden Geschlechtern gleichweit verschoben ist. So verhält es sich bei zahlreichen Arten, aber es ist nicht zu übersehen, dass Trennung der Geschlechter bei den Hydroiden die Regel bildet, dass somit noch andere Compensationsvorrichtungen denkbar sind, als durch Normirung der Reifungsdauer des einzelnen Gonophors; die Kolonien des einen Geschlechts könnten z. B. etwas früher in die Gonophoren-Bildung eintreten, als die des andern, oder die Periode der geschlechtlichen Fortpflanzung könnte eine so lange und die Zahl der nahe beisammen sitzenden Kolonien eine so grosse sein, dass ein gleichzeitiges Reifen von Samen und Eiern bedeutungslos würde. Man wird sich hier, wie in so vielen andern Fällen, damit begnügen müssen, die allgemeinen Principien klar gelegt zu haben, nach denen diese Vorgänge normirt werden, ohne sich zu vermessen, sie im Detail nachzurechnen.

Es soll später noch der Versuch gemacht werden, das Gewicht der Gründe zu bestimmen, welche für die Hypothese der Keimstätte-Verschiebung vorgebracht werden können und damit also auch den Grad von Wahrscheinlichkeit, den wir ihr zusprechen dürfen. Man wird indessen wohl jetzt schon geneigt sein, diesen als einen hohen anzuerkennen, und es fragt sich zunächst nur, ob es nicht möglich ist, denselben zur Gewissheit zu steigern, indem man die Voraussetzungen, welche er erfordert, als thatsächlich erfüllt nachweist.

Das dritte und alle später folgenden Stadien des Verschiebungsprocesses setzen in den bisher betrachteten Fällen voraus, dass an der Keimstätte, welche im Entoderm liegt, eine Einwanderung von Zellen aus dem Ektoderm her stattfindet, und dass aus diesen eingewanderten Ur-Keimzellen erst die Keimzellen durch Theilungsprocesse hervorgehen. Wenn es gelänge, diesen Vorgang direkt zu beobachten, so würde damit eine der wichtigsten Voraussetzungen der Keimstätte-Verschiebung erwiesen sein.

Eine solche direkte Beobachtung des Vorgangs selbst ist nun allerdings bisher nicht beizubringen gewesen. Seitdem ich zur Erkenntniss des Zusammenhangs der Erscheinungen gekommen bin, war ich nicht mehr in der Lage, Beobachtungen am lebenden Thier anzustellen; vielleicht werden spätere Beobachter zum Ziel gelangen. Auch habe ich niemals an Präparaten Bilder erhalten, die für den Durchtritt von Zellen durch die Stützlamelle der Keimzone geradezu beweisend gewesen wären. Wohl gelang es bei Eudendrium zwei Mal eine grosse Eizelle mitten in der Stützlamelle steckend aufzufinden, allein bei der Kleinheit der „Ur-Keimzellen“ und der Dünne der Stützlamelle an der Stelle ihres Durchbruchs war ein ähnlicher Befund von beweisendem Werth bei den Arten mit entodermaler Keimstätte von vornherein nicht zu erwarten.

Wenn somit auch ein förmlicher Beweis für die vorausgesetzte Wanderung von Seiten der Beobachtung fürs Erste nicht geführt werden kann, so liefert doch die Beobachtung der Keimstätte und der Zell-Elemente, welche sie und ihre Umgebung zusammensetzen, schwerwiegende Wahrscheinlichkeitsgründe für diese Annahme.

Wie im speciellen Theil dargelegt wurde, findet man in jungen Gonophoren von Podocoryne, welche noch keine oder nur ganz wenige jüngste Eizellen im Entoderm enthalten, häufig einzelne Zellen des Ektoderms grösser als die andern, mit etwas grösserem, hellerem Kern, der ein grösseres und sehr stark tingirbares Kernkörperchen enthält. Nicht immer, aber zuweilen sitzen solche Zellen direkt auf der Stützmembran (vergl. Taf. XIX, Fig. 1 *A* u. *B*). Nun ist aber auch das Entoderm solcher Gonophoren-Knospen geschichtet, d. h. zwischen dem einschichtigen Epithel liegen dicht auf der

Innenseite der Stützlamelle einzeln oder in Gruppen beisammen Zellen, die den eben geschilderten des Ektoderms sehr ähnlich sind, und diese Zellen werden zu Eizellen.

Nun lässt sich zugleich feststellen, dass die Eizellen jedenfalls nicht aus fertigen Entodermzellen hervorgehen, da die Zellen, aus welchen sie sich differenziren, schon vorher in der Tiefe des sonst streng einschichtigen Entoderms liegen. Wenn die Eizellen entodermaler Abstammung wären, so müssten sie aus Quertheilungen von gewöhnlichen Entodermzellen hervorgehen, welche so erfolgten, dass die der Leibeshöhle zugewandte, distale Hälfte Epithelzelle bliebe, die basale Hälfte aber zur Keimzelle würde. Von solchen Theilungen ist aber Nichts nachzuweisen, und so kommt also zu dem positiven Indicium der Aehnlichkeit der Keimzellen mit Ektodermzellen noch das negative, dass eine andere Herkunft sich nicht nachweisen lässt.

Ganz ähnliche Beobachtungen ergaben sich bei Hydractinia. Mit voller Sicherheit liess sich hier erweisen, dass weder die weiblichen noch die männlichen Keimzellen durch Differenzirung fertiger, geisseltragender Entodermzellen entstehen, denn sie liegen noch vor dem Beginn ihrer Differenzirung in der Tiefe des einschichtigen Entoderms, direkt auf der Stützlamelle (vergl. Taf. XXIII, Fig. 1—4). Dafür aber, dass sie Abkömmlinge von Entodermzellen seien, lässt sich auch hier kein positiver Anhaltspunkt beibringen. Andrerseits kommen bei jungen Blastostylen, welche noch keine Gonophoren tragen, und auch bei älteren noch in der Keimzone Wucherungen des Ektoderms vor, und einzelne, meist der Stützmembran aufsitzende Zellen zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit den noch undifferenzirten Keimzellen auf der entodermalen Fläche der Stützlamelle.

Noch entscheidendere Bilder für das Vorkommen solcher Wanderungen und für die ektodermale Abstammung der im Entoderm zur Differenzirung gelangenden Keimzellen lieferte mir die oben schon erwähnte neue Tubularinen-Gattung Pachycordyle. Die Gonophoren derselben verhalten sich wesentlich anders als bei Podocoryne und Hydractinia, insofern das Spermarium (Weibchen sind nicht bekannt) nicht im Ektoderm des Manubriums liegt oder in der diesem entsprechenden Schicht, sondern im Entoderm, im Spadix. Das Gonophor zeigt indessen eine Entodermlamelle, sowie die übrigen Schichten der Medusenglocke, und die faktische Verschiedenheit von andern medusoiden Gonophoren liegt eben nur darin, dass die Spermarien sich nicht ausserhalb, sondern innerhalb der Stützlamelle befinden. Bei dieser Art liegt nun die Keimstätte, ähnlich wie bei Hydractinia, im Entoderm des Gonophoren-Trägers, in diesem Fall eines Hydranthenstiels, und die Keimzellen wandern von dort in das Gonophor ein. Hier spricht nun der morphologische Befund mit grosser Bestimmtheit dafür, dass die Keimzellen, welche sich als tiefe Lage des Entoderms differenziren, ektodermalen Ursprungs oder doch ektodermaler Abstammung sind. Ganz ähnliche Zellen liegen im Ektoderm und zwar meist dicht auf der Stützmembran, auch befinden sie sich dort in Vermehrung und die unzweifelhaften Keimzellen des Entoderms liegen der Innenfläche der Stützmembran so auf, als seien sie eben von aussen her durchgebrochen und hätten die Epithelschicht emporgehoben (Taf. VI, Fig. 6). Den direkten Beweis, dass diese Ektodermzellen die Stützlamelle durchbohren, kann ich zwar nicht führen, denn an dem einzigen bis jetzt zu Tage geförderten Stöckchen habe ich vergeblich in der Keimzone nach einer die Stützmembran grade durchbohrenden Zelle gesucht, dagegen aber liess sich wenigstens soviel nachweisen, dass Ektodermzellen überhaupt in die Stützlamelle eindringen können, indem ich mehrere von ihnen auf Schnitten mitten in der sehr dicken Stützlamelle des Polypenköpfchens auffand.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zurück zur Prüfung der Tubularinen-Arten mit sessilen Gonophoren von medusoidem Bau. Alle bisher der Untersuchung unterworfenen Arten

konnten auf das Ektoderm des Manubriums als die erste phyletische Keimstätte ihrer Geschlechtszellen zurückgeführt werden mit Ausnahme von Coryne.

Bei Coryne nun fällt die Herstellung des genetischen Zusammenhangs mit der Keimzellen-Bildung der übrigen Arten nicht so schwierig, als es auf den ersten Blick scheint. Hier entstehen männliche und weibliche Geschlechtszellen auf gleiche Weise, nämlich in der Entodermkuppe der jüngsten Gonophoren-Knospen (vergl. Taf. XIII, Fig. 2 u. 12). Aus einer Art von entodermalem Glockenkern spaltet sich einerseits die Gonaden-Anlage ab, andrerseits zwei Zellenblätter oder -hüllen, die nur mit der Entodermlamelle und dem äussern Blatt des Glockenkerns verglichen werden können. Es bildet sich also mittelst dieses „entodermalen Glockenkerns" ein Gonophor von ächt medusoidem Bau, und es wäre wahrlich eine gewaltsame Annahme, wollte man diese vollständige Homologie nur für ein Trugbild, eine Zufälligkeit erklären und einen genetischen Zusammenhang mit der Medusenform in Abrede stellen. Es geht dies um so weniger an, als die Gattung Syncoryne sich von Coryne nur dadurch unterscheidet, dass sie Medusenbrut hervorbringt. Die Syncoryne-Meduse entwickelt sich mittelst eines gewöhnlichen Glockenkerns und ihre Gonaden legen sich im Ektoderm des Manubriums der Meduse an.

Wenn nun aber Coryne von Syncoryne abstammt — und eine näher verwandte Form könnte nicht gedacht werden — so muss der heutige „entodermale Glockenkern" von Coryne von dem phyletisch älteren ektodermalen Glockenkern von Syncoryne abstammen. Ich denke mir dies folgendermassen:

Bei den bisher analysirten Arten mit Verlegung der Keimstätte ins Entoderm sind es nur die Ur-Keimzellen, welche gewissermassen aus dem Glockenkern ausscheiden und ins Entoderm einwandern; der Glockenkern als Ganzes bleibt bestehen und liefert dieselben Theile des Medusoids wie vorher bei der Meduse mit einziger Ausnahme der Geschlechtszellen. So finden wir bei der weiblichen Podocoryne einen Glockenkern, der genau dieselbe Rolle im Aufbau des Medusenkörpers spielt wie der der männlichen Podocoryne, nur dass er nicht die Ovarien liefert wie jener die Spermarien. Ich denke mir nun, dass bei Coryne ebenfalls eine Verschiebung der Keimstätte ins Entoderm stattgefunden hat, aber so, dass nicht blos die Ur-Keimzellen allein auswandern, sondern alle Zellen, aus welchen sich sonst der Glockenkern gebildet hätte. Die Stammzellen des Glockenkerns würden also hier nicht als compakte Masse das Entoderm zurückdrängen, sondern vielmehr wirklich ins Entoderm auswandern und zwar einzeln. Erst nach ihrer Ankunft im Entoderm würden sie sich dann zu einem Gebilde zusammenfügen, welches sich ganz ähnlich verhält wie ein ächter Glockenkern. Diese Annahme entbehrt auch nicht jedes thatsächlichen Anhalts; im speciellen Theil (p. 53) ist der Schnitt einer jungen, noch nicht medusoiden Gonophoren-Knospe beschrieben, in deren Ektoderm ganz ähnliche, plasmareiche Zellen mit dunkel tingirbaren Kernen lagen, wie sie etwas später den „entodermalen Glockenkern" zusammensetzen. Die Auswanderung derselben ins Entoderm direkt zu beobachten, geht aber hier schon deshalb nicht an, weil so junge Gonophoren-Knospen am lebenden Objekt nicht wohl zu bequemer Anschauung gebracht werden können. Dass bei Coryne ein tieferes Eindringen der ausgewanderten Ur-Keimzellen ins Entoderm (etwa bis in die Wandung des Polypen) nicht eingetreten ist, beruht wohl eben darauf, dass sie sich von den Stammzellen des Glockenkerns nicht getrennt haben. Es wird übrigens dieser Nachtheil durch die Einrichtung von Nährzellen für die weiblichen Gonophoren compensirt, wodurch ja auch eine Beschleunigung der Keimreife erreicht wird.

Wenn meine Deutungen richtig sind, so wäre damit die ganze zweite Gruppe der Tubularinen,

die Arten mit sessilen, medusoiden Gonophoren in Bezug auf die Genese ihrer Geschlechtszellen auf die erste Gruppe zurückgeführt und von dieser abgeleitet, von den Arten mit Medusenbrut. Das abweichende Verhalten derselben wäre bedingt durch eine phyletische Verschiebung der Keimstätte, entweder nur bis in den Glockenkern oder aber weiter, und dann mit Verlegung der Keimstätte ins Entoderm verbunden. In letzterem Fall wurden in den meisten Fällen nur die Stammzellen der Keimzellen von der Verlegung betroffen, in einzelnen aber alle Stammzellen des Glockenkerns.

Es bliebe nun noch übrig, auch die dritte und vierte Gruppe der Tubularinen einer Untersuchung zu unterwerfen, ich ziehe es indessen vor, zuerst die Campanulariden und Sertulariden ins Auge zu fassen, weil bei ihnen der Zusammenhang ihrer sessilen Gonophoren mit Medusen leichter beweisbar ist.

Ich beginne mit der Betrachtung der Campanulariden im engeren Sinn, weil dieselben zum Theil noch Medusen hervorbringen, was bekanntlich bei den Sertulariden und Plumulariden, soviel wir wissen, nicht der Fall ist. Die Verhältnisse bei den Medusen müssen aber auch hier den Ausgangspunkt bilden für die Verhältnisse der Keimzellen-Bildung bei medusoiden Gonophoren und Sporophoren.

Hierbei scheint sich nun freilich der Umstand ungünstig in den Weg zu stellen, dass die Reifungsstätte der Gonaden bei den Medusen der Campanulariden nicht mehr die ursprüngliche ist; anstatt im Ektoderm des Manubriums liegen die Gonaden der Eucopiden in der Glocke, und zwar im Verlauf der Radiärkanäle, die Spermarien im Ektoderm-Ueberzug derselben, die Ovarien nach Einigen im Entoderm (*Böhm*), nach Andern (*Hertwig*) ebenfalls im Ektoderm. Darüber, dass diese Lage der Gonaden als eine sekundäre zu betrachten und von der bei den Anthomedusen (Ocellaten) vorherrschenden Lage im Ektoderm des Manubriums durch phyletische Verschiebung herzuleiten ist, kann kein Zweifel sein. Für einen genetischen Zusammenhang der beiden Gonaden-Formen spricht zunächst schon der Umstand, dass bei manchen Eucopiden die Gonaden zum Theil sich noch auf das Manubrium hinziehen. So beginnen sie bei Tima beinah ganz unten auf dem Manubrium und verlaufen in den Radien über die ganze Länge desselben, um sich dann noch auf die Glocke fortzusetzen und auf den Radiärkanälen bis an den Schirmrand hinzuziehen [1]). Bei Octorchis und verwandten Gattungen ist ein Theil dieser vier langen Gonaden-Bänder ausgefallen, so dass auf diese Weise acht Gonaden entstanden sind, vier auf dem Manubrium und vier auf den Radiärkanälen. Bei den Eucopiden im engeren Sinn, den Medusen von Obelia, Clytia und Campanulina haben sich die Gonaden dann ganz auf die Radiärkanäle zurückgezogen, welche sie zunächst noch eine längere Strecke weit begleiten (Campanulina), um sich dann bei Obelia auf eine einzige kleine Stelle zu beschränken und dort sackförmig in den Glockenraum vorzuspringen (Blastocheme von *Allman*). Ungefähr in dieser Weise hat man sich jedenfalls den phyletischen Entwicklungsgang der Gonaden vorzustellen, und ich halte deshalb mit *Hertwig* die Auffassung *Allman*'s, nach welcher die Gonaden von Obelia als Knospen, als besondere Geschlechts-Individuen zu betrachten wären, in genetischem Sinne jedenfalls nicht für richtig. Dem Bau nach sind sie aber zum Theil ganz wohl mit Sporophoren zu vergleichen.

Noch andere Thatsachen bestätigen, dass die Gonaden bei den Campanulariden erst sekundär an die Radiärkanäle zu liegen kamen; die Gattung Leptoscyphus [2]), der Gattung Campanulina von *Beneden* nahe verwandt, bringt heute noch Medusen hervor, deren Gonaden im Ektoderm des Manubriums

1) Siehe: *Haeckel*, System der Medusen, Taf. XII, Fig. 3.

2) Siehe: *Allman*, „Ann. Nat. History" Nov. 1859 u. Mai 1861.

liegen, wobei freilich auch der ganze übrige Bau der Meduse (Lizzia) Oceaniden-artig ist. Ferner schwankt die Lage der Gonaden individuell grade bei den am weitesten vom ursprünglichen Typus entfernten Obelia-Medusen. *Wright* gibt an, dass in den Medusen von Obelia geniculata (Obelia lucifera, *Haeckel*) bei manchen Individuen die Ovarien dicht am Manubrium liegen, bei andern in der Mitte zwischen der Basis desselben und dem Ringkanal der Glocke [1]). Bei Campanulina tenuis, *van Beneden*, deren vielgestaltige Meduse von *Haeckel* als Phialidium variabile bezeichnet wird, sind die Gonaden „cylindrisch oder wurstförmig" und nehmen die distale Hälfte der Radiärkanäle ein [2]), bezeichnen also wohl das Ende der phyletischen Verschiebungen, welche die Gonaden bei den Eucopiden durchgemacht haben. Dass die Verschiebung vom Manubrium gegen die Radiärkanäle und nicht umgekehrt erfolgt ist, geht schon daraus hervor, dass die Entwicklung stets vom Einfacheren zum Complicirteren vorschreitet, ausserdem aber noch durch das gleich näher zu bezeichnende Verhalten der Keimzellen bei Campanulariden mit sessilen Gonophoren.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der Keimstätte in ihren Beziehungen zu der Entwicklungsstufe der Gonaden-Träger (Gonophoren).

Zunächst sind die Formen ins Auge zu fassen, welche freie Medusen hervorbringen. Nach meinen Beobachtungen, die ich gegenüber den im speciellen Theil besprochenen Angaben von *de Varenne* durchaus aufrecht erhalten muss, entstehen die Geschlechtszellen sowohl bei Clytia als bei Obelia erst in der Meduse. Ich behaupte nicht, dass sie immer erst nach der Loslösung entstehen, wie es allerdings bei allen den von mir untersuchten Individuen der Fall war, es unterliegt mir sogar keinem Zweifel, dass wenigstens die Eizellen oft schon in der Knospe sich differenziren, geraume Zeit vor der Loslösung, aber ich glaube bestimmt in Abrede stellen zu müssen, dass sie je im Coenosarc entstehen, obgleich ich diesem Punkt eine principielle Bedeutung nicht zuschreibe. Allein einmal waren in keinem der vielen auf Schnitten untersuchten Stöckchen Keimzellen im Coenosarc enthalten, und dann ist das Entoderm des Coenosarc, in welchem man allein die Keimzellen zu finden erwarten könnte, so dünn und bildet ein so enges Rohr, dass irgendwie voluminösere Eizellen z. B. in ihm keinen Platz finden würden. Der ganze Vortheil, der aus einer Verschiebung der Keimstätte ins Coenosarc resultiren könnte, der der schnelleren Reifung, würde also hier verloren gehen.

Wo nun im Genaueren die Keimstätte bei Obelia und Clytia liegt, ist noch nicht festgestellt. Möglich, dass die Keimzellen sich im Subumbrellar-Epithel bilden, an derselben Stelle, an welcher auch die Gonaden später liegen; es würde mich übrigens nicht wundern, wenn sie sich an der Basis des Manubriums differenzirten und dann erst nach der späteren Reifungsstätte hinwanderten.

Mag dem sein, wie ihm wolle, jedenfalls ist es nur im Sinne der oben dargelegten Ansicht von der ursprünglichen Lage der Gonaden am Manubrium zu verstehen, wenn wir bei der folgenden, jetzt zu betrachtenden Gruppe von Campanulariden die Reifungsstätte thatsächlich im Ektoderm des Manubrium vorfinden. Die Gruppe besteht nur aus den Arten der Gattung Gonothyraea und besitzt sessile Medusen, in deren verschliessbarer Glocke die Embryonal-Entwicklung der Eier erfolgt. Die Keimstätte der männlichen, wie der weiblichen Geschlechtszellen liegt im Coenosarc des Stockes und zwar im Entoderm des Zweig- oder Stammstückes, von dem das Gonangium hervorsprosst. Wenn wir annehmen, dass auch hier die Entstehung der Keimzellen im Coenosarc eine

1) „Observations on British Zoophytes", Edinb. N. Phil. Journ. January 1859, erwähnt in *Hincks*, „British Zoophytes" p. 147, Anmerkung.

2) *Haeckel*, „System der Medusen" p. 186; eine gute Abbildung der Medusе bei *Bohm*, „Helgoländer Medusen", Jen. Zeitschr. Bd. XII, Taf. II, Fig. 10.

sekundäre Einrichtung ist, entstanden durch eine Verschiebung der ursprünglichen, im Ektoderm des Manubrium der Meduse gelegenen Keimstätte, so ist diese Verschiebung hier eine stärkere, als wir sie bisher bei Tubularinen angetroffen haben, denn sie geht bis in das dritte Glied der Kolonie zurück, während die bisher besprochenen Verschiebungen nur bis in das zweite zurückreichten. Dies würde dem fünften Stadium des Verschiebungs-Processes entsprechen.

Der Grund, aus welchem die Keimstätte hier nicht wie bei Hydractinia im Blastostyl Halt gemacht hat, sondern noch hinter dasselbe zurückgerückt ist, liegt wohl wesentlich darin, dass einmal das Coenosarc des Stammes und der Aeste der baumförmig reich verzweigten Stöcke eine vortreffliche Keimstätte abgaben und dass ferner die Blastostyle ein sehr ungeeigneter, weil viel zu kleiner Platz für die Keimstätte gewesen sein würden. Bei den bisher betrachteten Tubularinen verhält sich dieses umgekehrt: es fehlt bei ihnen an einem geräumigen, grosse Flächen bietenden Coenosarc, während die Blastostyle eine weit grössere Selbstständigkeit sich gewahrt haben, als bei den Campanularien und eine grössere Fläche darbieten. Aus diesen Verhältnissen lässt es sich wohl begreifen, dass als bei Campanularien überhaupt einmal die Tendenz zur Beschleunigung der Geschlechtsreife auftrat, die Keimstätte sich nicht lange auf den ersten Stationen des Glockenkerns, des Entodermschlauchs der Medusenknospe und des Blastostyls aufhielt, sondern in ihrem Zurückweichen erst Halt machte, als sie im eigentlichen Coenosarc des Stockes angelangt war.

In der That lassen sich die Zwischenstufen des Verschiebungsprocesses hier nicht mehr nachweisen, wenigstens nicht bei den von mir untersuchten Formen; nur ein Rest davon ist bei den männlichen Kolonien von Campanularia flexuosa geblieben, indem hier wahrscheinlich ein Theil der Keimzellen sich im Blastostyl selbst differenzirt.

Grade diese schon mehrfach verwerthete Art — und vielleicht verhalten sich die übrigen Campanularia-Arten ähnlich — ist ein wichtiges Beweismittel, dass wir es bei den Campanulariden wirklich mit Keimstätte-Verschiebung zu thun haben. Wenn wir bei allen Arten der Familie die Keimstätte im Entoderm des Coenosarcs fänden, so würde ein Glied in dem Beweise phyletischer Verschiebungen der Keimstätte fehlen. Bei Campanularia flexuosa liegt die weibliche Keimstätte, wie bei Gonothyraea im Entoderm des Coenosarc, die männliche aber im Ektoderm derselben Gegend, vielleicht auch des Blastostyls selbst noch. Dies beweist zunächst, dass die Keimstätte der Campanulariden mit coenosarcaler Genese keine einheitliche ist und somit auch keine ursprüngliche, und gestattet es, die Thatsachen in einer ganz ähnlichen Weise zu combiniren, wie bei den Tubularinen. Bei der Rückwärtsverschiebung der Keimstätte war der Glockenkern der erste Haltepunkt. Von hier aus konnten zwei Wege eingeschlagen werden, nämlich erstens ins Entoderm der Medusenknospe und zweitens ins Ektoderm derselben. Bei den meisten Gattungen scheint der erstere Weg für beide Geschlechter vorgezogen worden zu sein, denn wir finden bei Gonothyraea und Opercularella die Keimstätte im Entoderm des Coenosarc. Auch bei Campanularia hat die weibliche Keimstätte diesen Weg eingeschlagen, die männliche aber ist im Ektoderm geblieben, muss also vom Glockenkern in die Seitenwand der jungen Medusenknospe und von da ins Ektoderm des Blastostyls und Blastostylträgers (Zweig-Stammstück) successive zurückgerückt sein.

Ich habe oben schon erwähnt, dass mit der Wahl dieses Weges das Aufgeben der Medusenform des Gonophors nothwendig verbunden sein musste, und dies ist in der That bei den männlichen Gonophoren von Campanularia flexuosa der Fall.

Der Haupt-Schwerpunkt des Beweises, dass wir es auch bei den Campanulariden mit Keimstätte-Verschiebungen zu thun haben, liegt übrigens nicht einmal in der eben besprochenen Thatsache,

sondern vor Allem in dem Parallelismus von Medusen tragenden und Gonophoren tragenden Arten und dann in den Wanderungen der Geschlechtszellen von ihrer Keimstätte zur Reifungsstätte.

Was den ersten Punkt anlangt, so laufen hier mindestens zwei parallele Reihen von Arten nebeneinander her, die sich nur durch die Gonophoren unterscheiden. Die Gattungen Obelia und Campanularia bilden die eine, die Gattungen Campanulina und Opercularella die andere Doppelreihe. Genau so, wie der Systematiker nicht im Stande ist eine Campanularia- von einer Obelia-Art zu unterscheiden, wenn sie keine Gonangien trägt, so vermag er unter gleichen Umständen auch nicht eine Campanulina von einer Opercularella zu unterscheiden; die eigenthümliche trichterförmige Gestalt der Hydrotheka, ihr höchst zierlicher, aus strahlig gestellten Zipfeln gebildeter Verschlussapparat, ihre kurzen, stark geringelten Hydranthen-Stiele, ihre geringelten Aeste und Stammglieder, Alles dies wiederholt sich in den beiden letztgenannten Gattungen aufs genaueste. Nun fehlt allerdings noch eine Untersuchung der Keimzellen-Bildung; allein man kann im Voraus sagen, dass auch hier die Keimzellen nicht im Coenosarc, sondern erst in der Meduse entstehen, da junge bereits frei schwimmende Medusen noch keine Gonaden besitzen [1]). Nun wurde im speciellen Theil gezeigt, dass die männliche und weibliche Keimstätte bei Opercularella im Entoderm des Stammes und der Aeste liegt, es tritt uns also hier derselbe Unterschied in der Lage der Keimstätte entgegen, wie zwischen Obelia und Campanularia und es wäre seltsam, wollte man annehmen, dass er mit der Rückbildung der Medusen zu Gonophoren in keiner innern Verbindung stände.

Was nun den zweiten Punkt betrifft, die Wanderungen der Keimzellen von der Keimstätte zur Reifungstätte, so scheinen sie mir deshalb von grossem Gewicht, weil sie nach demselben Punkt gerichtet sind, von dem die Keimstätte-Verschiebung ausgegangen sein muss, nach derselben Ektodermschicht, nach welcher sie auch bei den Tubularinen gerichtet ist, nach dem Ektoderm des Manubrium. Natürlich gilt dies nur für solche Gonophoren, bei denen noch ein Rest medusoider Bildung erhalten geblieben ist, am unzweifelhaftesten ist es bei Gonothyraea. Dort wandern die männlichen Keimzellen sogar schon in den Glockenkern ein, ehe ein Manubrium gebildet ist, bei den weiblichen erhebt sich dasselbe während ihrer Einwanderung; bei Beiden liegen schliesslich die Gonaden im Ektoderm des Manubriums, an der alten Reifungsstätte der Medusen. Von den Spermarien war dies längst bekannt und hat zu der irrthümlichen Ansicht geführt, sie entstünden auch im Ektoderm.

Bei den Spermarien von Campanularia flexuosa kann von einem Manubrium nicht die Rede sein, weil sie den Bau einfacher Sporophoren besitzen, bei den weiblichen Gonophoren aber, denen man denselben einfachen Bau bisher zuschrieb, lassen sich die Schichten der Medusenglocke noch nachweisen, und die Lage der einzigen Eizelle entspricht der Lagerung im Ektoderm des Manubriums.

Bei Opercularella müssen spätere Untersucher entscheiden, ob nicht vielleicht doch noch Reste medusoider Bildungen an den Gonophoren zu erkennen sind, die ich nicht mit Sicherheit als vorhanden behaupten kann. Jedenfalls aber verlassen auch hier die im Entoderm entstandenen Keimzellen, sobald sie in das junge Gonophor gelangt sind das Entoderm und wandern durch die Stützlamelle hindurch ins Ektoderm aus.

Wenn diese Art der Verknüpfung der Thatsachen richtig ist, dann müssen alle Keimzellen der

1) Vergl. *Hincks*, Brit. Zoophyt. Pl. 37.

Campanulariden von Ektodermzellen abstammen, mögen sie nun im Ektoderm oder im Entoderm sich differenziren. Wie bei Hydractinia gewisse Zellen des Ektoderms als Ur-Keimzellen ins Entoderm des Blastostyls eindringen, um dort Keimzellen aus sich entstehen zu lassen, so muss sich hier ein ganz ähnlicher Vorgang in der Keimzone der Stammglieder oder der Aeste des Stockes abspielen. Diese Consequenz steht mit der Beobachtung nicht in Widerspruch, denn diese hat wenigstens soviel mit Evidenz feststellen können, dass die Keimzellen des Coenosarcs nicht aus fertigen Epithelzellen des Entoderms hervorgehen; dass sie sich vielmehr aus jungen Zellen differenziren, welche von Anfang an unter den eigentlichen Entodermzellen liegen, also auf der Stützlamelle, und welche sich von manchen Entodermzellen derselben Gegend nicht unterscheiden lassen.

Ganz ebenso verhalten sich in dieser Beziehung die Familien der Sertulariden und Plumulariden. Ektodermale Keimstätten kommen, wenigstens bei den von mir untersuchten Arten nicht vor, männliche und weibliche Keimzellen entstehen im Entoderm und im Coenosarc, und überall wo ich genau und auf Schnitten untersuchen konnte, war das Resultat das eben bezeichnete. Nimmt man nun noch dazu, dass gegen unser bisheriges Wissen, ja gegen unser Erwarten sich bei mehreren Gonophoren dieser Gruppen ein völlig deutlicher medusoider Bau herausgestellt hat (vergl. Taf. XXIV, Fig. 12), so wird man schon daraufhin geneigt sein, die coenosarcale Keimstätte auch hier als eine sekundäre, erworbene zu betrachten, hervorgegangen aus einer phyletischen Verschiebung. Genaueres Eingehen bestätigt und verstärkt diesen Eindruck, und hier muss besonders die eine Thatsache geltend gemacht werden, dass auch in diesen Gruppen die Keimzellen beiderlei Geschlechtes von der entodermalen Keimstätte ins Ektoderm zurückkehren, und zwar erst wenn sie im Gonophor angelangt sind, und in diejenige Schicht, welche dem Ektoderm des Manubriums entspricht. Bei Plumularia halecioides konnten die einzelnen Etappen ihrer Wanderung verfolgt und zugleich sicher gestellt werden, dass es sich um eine wirkliche Durchbohrung der Stützlamelle und aktive Auswanderung ins Ektoderm handelt (vergl. Taf. XXIV, Fig. 11). Im Wesentlichen ebenso verhält es sich bei allen den Arten und Gattungen, deren Gonophoren irgend einen Grad medusoiden Baues noch besitzen, wie bei Halecium, der verbindenden Form zwischen Campanulariden und Sertulariden, bei Sertularia und bei den weiblichen Gonophoren von Antennularia. Aber wenn auch jede Spur medusoider Abkunft im Bau des Gonophors verloren gegangen ist, so bleibt doch noch — gewissermassen als letztes Zeichen dieser Abkunft — die Gewohnheit der Keimzellen, ihre Geburtsstätte, das Entoderm zu verlassen, sobald sie in das Sporophor eingetreten sind um ins Ektoderm auszuwandern. So verhält es sich bei den männlichen Gonophoren von Antennularia, sowie bei beiderlei Gonophoren von Aglaophenia.

Eine Ausnahme bildet unter den von mir untersuchten Formen nur die Gattung Sertularella, bei dieser aber gibt es überhaupt keine Gonophoren, und das, was man bisher dafür hielt, sind Stücke des Blastostyls selbst (vergl. Taf. VI, Fig. 5). Hier kann von einer dem Ektoderm des Manubriums entsprechenden Schicht überhaupt nicht mehr die Rede sein, hier verharren demgemäss auch die Keimzellen im Entoderm, werden aber durch eine neugebildete feine Membran von den Epithelzellen des Entoderms abgegrenzt.

Ich kann die Gruppe der Thecaphoren nicht verlassen, ohne noch einmal darauf zurück zu kommen, wie streng lokalisirt die phyletischen Umgestaltungen hier zum Theil aufgetreten sind, ein Umstand der für unsere Vorstellungen von dem Umbildungsprocess der Arten nicht ohne Bedeutung ist. Wie schon erwähnt unterscheiden sich nicht-geschlechtsreife Stöcke von Campanularia, Gonothyraea und Obelia und wiederum solche von Campanulina und Opercularella generisch durchaus nicht

voneinander. Bei diesen Gattungen haben sich also nur die Geschlechtskapseln verändert, ja bei Campanulina nicht einmal diese in einem beträchtlichen Grade, sondern nur die in ihnen entstehenden Gonophoren. Es ist eine Eigenthümlichkeit der ganzen Gattung Campanulina, nur eine Meduse in jedem Gonangium hervorzubringen, und diese Eigenthümlichkeit findet sich beibehalten bei Opercularella, ja ihr zu Liebe gewissermassen sind mehrere neue Einrichtungen in Bezug auf die Geschlechtskapseln getroffen worden, um den Nachtheil, den die geringe Zahl der Gonophoren für massenhafte Produktion von Geschlechtsstoffen bot nach Möglichkeit zu compensiren. Der Spadix gabelte sich, so dass eine ungewöhnliche Grösse des Gonophors erreicht werden konnte, und die Zahl der Gonangien vermehrte sich so bedeutend, wie bei keiner andern mir bekannten Campanulariae.

Während nun hier bei einer nächsten Verwandten Medusen tragender Arten die Rückbildung der Medusen sehr weit gediehen ist, finden wir, wie erwähnt, bei den Plumulariden die Medusen-Structur der Gonophoren noch völlig deutlich erhalten. Dies darf billigerweise einiges Erstaunen hervorrufen, da ja Medusen tragende Plumulariden und Sertulariden nicht bekannt sind, wenn es auch nach diesen Erfahrungen nicht gradezu unmöglich erscheint, dass sie noch gefunden werden. Jedenfalls stammen beide Gruppen von Medusen tragenden Hydroiden ab. Wenn aber auch heute keine Plumulariden mit Medusen-Sprösslingen mehr am Leben sein sollten, so wäre eine so stark ausgesprochene Beibehaltung medusoiden Baues, wie sie bei den Gonophoren von Plumularia halecioides (Taf. XXIV, Fig. 12) nachgewiesen wurde, doch ganz wohl zu verstehen, denn die Rückbildung der Medusenform wird keinenfalls blos von der Zeit abhängen, welche vom Moment des Sessilwerdens an vergangen ist, sondern vor Allem davon, ob die Theile der Meduse in irgend einer andern Weise zur Verwendung gelangten. War dies nicht der Fall, dann musste die Rückbildung unaufhaltsam weiter schreiten, bot sich aber die Möglichkeit einer funktionellen Veränderung z. B. der Glocke dar, dann trat sofort ein Stillstand der Rückbildung und eine Anpassung an diese Funktionsveränderung (Dohrn) ein. Diese Principien hier im Speciellen anzuwenden, will ich indessen unterlassen, da dazu zahlreiche Daten physiologischer und biologischer Natur noch fehlen. Einer späteren Zeit aber wird es sicherlich gelingen, auch hier noch tiefer einzudringen.

Nach diesem längeren Umweg über die Campanularien kehre ich zum Ausgangspunkt zurück, zu den Tubularien, um nun auch die dritte und vierte Gruppe derselben mit in die Untersuchung zu ziehen: die Arten mit einfachen, nicht medusoiden Gonophoren (Sporophoren) und die eine Gattung, deren Gonaden direkt in der Leibeswand des Hydranthen liegen.

Die Sporophoren der wenigen Tubularinen, welche solche besitzen unterscheiden sich in keinem wesentlichen Merkmal von den Sporophoren, wie sie bei manchen Thecaphoren z. B. bei Aglaophenia vorkommen. Letztere sind wir genöthigt, von den Medusen abzuleiten wegen ihres nahen genetischen Zusammenhanges mit Arten, die medusoide Gonophoren besitzen. Bei den vier Tubularien-Gattungen, welche die Gruppe mit Sporophoren bilden, nämlich Cordylophora, Heterocordyle, Corydendrium und Eudendrium scheint mir die Verwandtschaft zu Gattungen mit Medusen oder unzweifelhaft medusoiden Gonophoren nicht nahe genug, um zu dem gleichen Schluss mit Sicherheit zu berechtigen. Allerdings ist bei Heterocordyle eine nahe Formverwandtschaft mit Pachycordyle, sowie mit dem Medusen tragenden Perigonimus nicht zu verkennen, und Eudendrium steht der Medusen tragenden Bougainvillia nahe, allein es ist doch nicht sicher zu sagen, ob diese Form-Verwandtschaft mit genetischer Verwandtschaft hier zusammenfällt. Der übrige Bau der Stöckchen ist nicht so charakteristisch, dass er zur Annahme einer gemeinsamen

Wurzel gradezu nöthigte, wie dies z. B. bei den Gattungen Aglaophenia und Plumularia der Fall ist. Der Gedanke, dass Stöckchen vom Bau eines Eudendrium schon vor der Entstehung der ersten Meduse existirt und sich aus jener Zeit bis in die heutige herübergerettet hätten, ist nicht so ohne Weiteres abzuweisen, besonders wenn man berücksichtigt, dass auch in dieser Gruppe nicht selten nur die Geschlechtsindividuen einer phyletischen Umgestaltung unterworfen wurden, während die Stöckchen in ihren übrigen Individuen nahezu unverändert blieben (Syncoryne und Coryne). So könnte es also ganz wohl gekommen sein, dass Arten, deren Sporophoren aus der Zeit vor der Medusen-Entstehung stammen, andern Arten nahe verwandt erscheinen, die einer viel späteren Zeit ihre Entstehung verdanken. Es wird deshalb nöthig sein, nach andern Kriterien zu suchen, nach denen wir die Abstammung der betreffenden Sporophoren beurtheilen können.

Ich wende mich zunächst zur Betrachtung der beiden Arten, bei welchen ich Abstammung von Medusen tragenden Arten mit grosser Wahrscheinlichkeit nachweisen zu können glaube: zu Heterocordyle und Eudendrium.

Bei Beiden entspringen die Sporophoren von besondern Blastostylen und zwar von der Stelle derselben, welche dem Köpfchen eines Hydranthen entspricht. Dies scheint mir in dieser Frage von besonderer Bedeutung. Wenn nämlich diese Sporophoren nicht von Medusen abstammten, so könnten sie nur umgebildete Hydranthen sein, Hydranthen aber entspringen niemals vom Köpfchen eines andern Hydranthen, sondern immer nur vom Stiel; ich kenne davon keine Ausnahme. Medusen dagegen (Cladonema, Syncoryne u. s. w.) und medusoide Gonophoren entspringen nicht selten vom Köpfchen. Die Letzteren pflegen dann in der Mehrzahl und rund um das Hydranthenköpfchen herum zu sitzen. So verhält es sich bei Coryne, Pennaria, Cladocoryne, Tubularia. Nun fehlt es auch nicht an Arten, deren Medusen an der Knospungsstelle von Hydranthen einzeln oder paarweise entspringen, so bei Dendroclava, Bougainvillia, Perigonimus, so dass man zu der Ansicht geführt wird, es liege hier eine allmälige Verschiebung der Knospungsstelle der Medusen vor. Der Ausgangspunkt dieses Processes muss die Knospungsstelle der Hydranthen gewesen sein, da wir ja gewiss mit Recht die Medusenform aus einer Umbildung von Hydranthen ableiten; von dieser am Stiel eines Hydranthen gelegenen Knospungsstelle muss die Verschiebung in centrifugaler Richtung ausgegangen sein und mit der Erreichung des Köpfchens ihr Ende gefunden haben. Zwischenstufen dieses Verschiebungs-Vorgangs sind uns mehrfach erhalten, indem z. B. bei Dendroclava die Medusenknospe hoch oben am Stiel des Hydranthen entspringt, unmittelbar unter dem Hals desselben, während sie bei Syncoryne Sarsii ganz unten auf dem Köpfchen, unmittelbar über dem Hals desselben ihren Ursprung nimmt. Es ist auch nicht schwer zu errathen, welche Vortheile aus einer solchen Verschiebung resultiren mussten. An dem dünnen Hydranthenstiel fand meistens nur eine einzige Knospe Platz und Nahrung, selten zwei oder drei (Bougainvillia), während auf der grossen Oberfläche des Köpfchens eine ganze Anzahl von Knospen hervorsprossen konnten.

Wenn dem nun so ist, so spricht schon allein der Ursprung von Sporophoren auf einem dem Hydranthenköpfchen entsprechenden Boden für die medusoide Abstammung derselben. Dazu kommt nun aber noch, dass dieser Boden nicht das Köpfchen eines Hydranthen, sondern das eines zum Blastostyl umgestalteten Hydranthen ist, das Blastostyl aber muss als eine Einrichtung betrachtet werden, welche erst durch die Rückbildung von Medusen-Knospen zu Gonophoren hervorgerufen wurde.

Ich schliesse dies daraus, dass Medusen tragende Blastostyle unter den Tubularinen fast

nicht vorkommen, vielmehr nur Gonophoren tragende Blastostyle. Bei der jüngeren Ordnung der Hydroiden, den Thecaphoren kommen sie freilich nicht nur vor, sondern es gibt überhaupt keine Campanulariden, deren Medusen anderswo, als an einem Blastostyl entstehen. Grade dies aber beweist — wie so vieles Andere — dass diese Gruppe den Tubularinen gegenüber die modernere ist, denn Blastostyle sind keine ursprünglichen Bildungen, sondern sekundäre Umbildungen von Hydranthen, und eine Hydroiden-Gruppe die nur das Endresultat dieses Umbildungsprocesses, gar Nichts mehr aber von den früheren Stufen desselben enthält, muss nothwendig eine recente Gruppe sein, die die Einrichtung des Blastostyls nicht selbst erworben, sondern schon fertig erhalten hat.

Wir werden demnach bei ihr auch keinen Aufschluss über die Motive und den Verlauf dieses Processes erwarten dürfen.

Bei Tubularinen nun finden wir das Blastostyl auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung und bei ihnen kenne ich nur eine einzige Gattung, bei welcher Blastostyle Medusen hervorbringen. Diese ist Podocoryne, und es ist gewiss nicht bedeutungslos, dass bei dieser einerseits die Blastostyle den Hydranthen noch sehr nahe stehen [1]), andrerseits aber die Medusen den ersten, oder die beiden ersten Schritte in jenem Process der Keimstätte-Verschiebung gethan haben, der in seinem weiteren Verlauf zur Reducirung der Meduse zum Gonophor führt. Die Blastostyle von Podocoryne besitzen nicht nur noch Mund und Tentakel, sondern sie nehmen noch Nahrung auf, nur der Rüssel fehlt ihnen, die Tentakel sind kürzer und weniger zahlreich, als bei den Hydranthen, und das ganze Individuum ist bedeutend kleiner und graciler geworden, als Hydranthen es sind. Die Gattung Hydractinia zeigt uns, was aus diesen noch wenig veränderten „proliferirenden" Hydranthen geworden wäre, wenn der Umwandlungsprocess noch weiter vorgeschritten wäre; bei ihr sind nur noch Rudimente von Tentakeln und eine nicht mehr funktionirende Mundöffnung vorhanden, während andrerseits eine Gliederung des ganzen Blastostyls in verschiedne charakteristische Regionen eingetreten ist, die auf die massenhafte Produktion von Keimzellen und Gonophoren berechnet sind. Hier haben wir also ein Beispiel dafür, dass die Umbildung der Medusen zu Gonophoren und andrerseits die Umbildung des proliferirenden Hydranthen zum Blastostyl einander parallel gehen.

Schon im speciellen Theil dieses Werks musste ich an verschiednen Stellen der besonders von *Allman* aufgestellten Ansicht entgegentreten, nach welcher die Blastostyle verkümmerte Hydranthen sind, gewissermassen Hydranthen, welche unter der Last ihrer Gonophoren zusammenschrumpfen, Tentakel und Mund einbüssen und nur noch vom Stock aus ernährt werden. Ich konnte bei Eudendrium zeigen, dass die Blastostyle schon als Knospen anders angelegt werden, als die Hydranthen, dass sie also höchstens in tropischem Sinn als phyletisch verkümmerte Hydranthen bezeichnet werden könnten, besser aber als solche Hydranthen, welche der speciellen Function der Production von Keimzellen und Gonophoren angepasst worden sind. Dass es sich hier in der That in gar keinem Grade um eine Verkümmerung einzelner Hydranthentheile durch die Production der Geschlechtskapseln handelt, geht am besten aus dem Verhalten solcher Arten hervor, bei welchen, wie z. B. bei Cladocoryne die Hydranthen mit zahlreichen Gonophoren beladen sind, ohne im Geringsten etwas an der Länge ihrer Tentakel oder ihres Rüssels, oder auch nur an Grösse, Stärke und Lebensfrische eingebüsst zu haben. Dasselbe kann man bei Eudendrium ramosum L. beobachten und bei diesen beiden Arten

1) *Allman* erkennt sie nicht einmal als „ächte Blastostyle" an, sondern bezeichnet sie nur als die „kleineren Hydranthen". „Tubul." p. 349.

kommen neben Gonophoren tragenden Hydranthen auch noch Blastostyle vor, ein Beweis, dass die angestrebte Arbeitstheilung noch nicht durchgeführt ist.

Sobald man einmal erkannt hat, dass das Blastostyl eine auf Arbeitstheilung beruhende Anpassung der Hydranthen an die Gonophoren- und Keimzellen-Produktion ist, dann begreift man auch, warum diese Anpassung nicht schon früher eingetreten ist, als die betreffenden Arten noch Medusen hervorbrachten, warum erst, als diese Medusen sich zu sessilen Gonophoren zurückbildeten; man begreift, warum keine Art von Syncoryne Blastostyle erworben hat, obgleich doch die Köpfchen ihrer Hydranthen zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung voll von Medusenknospen sitzen. Es handelt sich eben nicht blos um eine Anpassung an die Bildung von Geschlechtsknospen, sondern auch um solche an die Hervorbringung von Geschlechtszellen. Die erste war — wie es scheint — leichter als die letztere zu bewerkstelligen; in der That gehört ja zur Anlage einer Medusenknospe nur eine blindsackartige Ausstülpung der Körperwand. Ganz anders, wenn diese Knospen nun auch mit Keimzellen versorgt werden sollten, wie dies ja bei der Rückwärts-Verschiebung der Keimstätte, welche der Umwandlung der Medusen in Gonophoren parallel ging, früher oder später eintrat. Die Blastostyle von Hydractinia zeigen besser, als theoretische Abwägungen, dass nun in der Wand des Hydranthenköpfchens erhebliche Veränderungen des histologischen Baues verbunden mit einer Regionen-Bildung auftraten, die es begreiflich erscheinen lassen, dass neben den Funktionen der Keimzellen- und Gonophoren-Bildung die Funktionen des Nahrungs-Erwerbs zurückstehen mussten und deshalb ganz aufgegeben wurden. Wir beobachten bei Hydractinia nicht nur eine besondere Keimzone, sondern auch jene merkwürdige von *van Beneden* als Cambium-Zone bezeichnete Region, deren enormer Reichthum an schwingenden Geisseln unzweifelhaft mit der starken Ernährung der wuchernden Keimzone zusammenhängt.

Soviel steht also wohl fest, dass die Einrichtung des Blastostyls nur bei Abstammung von Medusen producirenden Arten vorkommen kann, und damit werden denn auch die beiden Gattungen, von deren Analyse diese Betrachtungen ausgingen, Heterocordyle und Eudendrium zu beurtheilen sein. Sie besitzen Blastostyle und ihre heutigen Sporophoren müssen demnach von medusoiden Gonophoren und in letzter Instanz von Medusen hergeleitet werden.

Wenn aber gefragt wird, warum wohl eine so vollständige Rückbildung des Gonophors hier eingetreten ist, so führt dies direkt auf eine genauere Betrachtung der Keimstätte-Verhältnisse, die besonders bei Eudendrium von grossem Interesse sind.

Für Heterocordyle liegt die Beantwortung der Frage sehr nahe, denn bei dieser Gattung entstehen männliche und weibliche Keimzellen im Ektoderm des Blastostyls. Dies bedeutet also, dass die Rückwärtsverschiebung der Keimstätte vom Glockenkern aus innerhalb des Ektoderms stattfand; es wurde aber oben schon gezeigt, dass die mechanische Folge der Anhäufung von Geschlechtszellen in der Ektodermwand der jungen Knospe ein Aufgeben des medusoiden Baues sein muss.

Bei Eudendrium liegt die Sache nicht so einfach; die Keimstätte-Verschiebung hat hier den gewöhnlichen Weg vom Glockenkern ins Entoderm der Gonophoren-Knospe genommen und somit würde von dieser Seite her der Beibehaltung medusoiden Baues Nichts im Wege gestanden haben. Es existirt aber hier in den Gonophoren die Einrichtung der Umschlingung der Eizelle durch den Spadix, bei Eudendrium racemosum sogar eine vierfache Umschlingung; dies bedingt wohl ein Aufgeben des Medusen-Baues in recht wesentlichen Punkten, ist aber natürlich für die männlichen Gonophoren nicht massgebend. Allein auch bei diesen zeigt sich die offenbar erst später erworbene Ein-

richtung mehrfacher hintereinander gelegener Spermarien in ein und demselben Gonophor und auch dies lässt sich mit der Beibehaltung medusoiden Baues nicht wohl vereint denken. So mögen denn diese sekundären Umgestaltungen der Gonophoren die Schuld daran tragen, dass jede Spur medusoiden Baues sich verwischt hat.

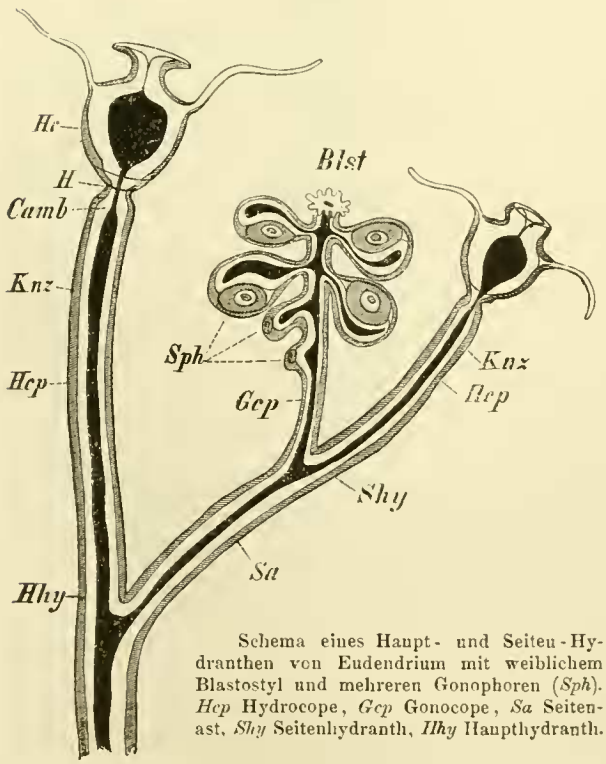
Höchst interessant aber ist es, dass auch hier weibliche wie männliche Keimzellen, welche beide heute im Entoderm in das Gonophor einwandern, sofort die Stützlamelle durchsetzen und sich ins Ektoderm lagern, wie sie es in alter Zeit gethan haben müssen, als das Gonophor noch medusoiden Bau besass und die Gonaden im Ektoderm des Manubriums ihre Lagerstätte hatten. Der Weg, welchen heute die Keimzellen von ihrer Keimstätte nach ihrer Reifungsstätte hin zurücklegen, zeigt uns, auf welchem Weg die Keimstätte bei ihrer allmäligen, phyletischen Verschiebung vom Manubrium der Meduse und später des medusoiden Gonophors bis zur heutigen Keimstätte erfolgt ist. Die Verschiebung ist die weiteste, welche mir überhaupt vorgekommen ist, denn schon bei dem männlichen Eudendrium racemosum liegt sie nicht mehr im Blastostyl, sondern in dem Zweig, von welchem das Blastostyl entspringt, und dieser ist ein Seitenhydranth, bei dem weiblichen Stock aber liegt die Keimstätte um noch ein Glied weiter zurück, im Stiel eines Haupthydranthen. Die männliche Keimstätte liegt im Entoderm und die männlichen Keimzellen wandern im Entoderm distalwärts, zuerst in die Blastostylknospe, dann in das Gonophor und dort treten sie dann ins Ektoderm aus. Derselbe Weg in umgekehrtem Sinn muss der der phyletischen Keimstätte-Verschiebung sein. Bei den weiblichen Stöcken ist die Sache dadurch complicirt, dass die Eizellen im Ektoderm zwar entstehen, aber bei ihrer Wanderung von der Keimstätte zur Reifungsstätte ins Entoderm übertreten, im Entoderm in das Blastostyl einwandern und erst im jungen Gonophor wieder in das Ektoderm zurückkehren.

Soll man nun auch hier den Weg, den die Keimzellen heute durch Wanderung zurücklegen, als den Weg ansehen, den die Keimstätte-Verschiebung seiner Zeit genommen hat? Wenn die Sache sich so verhielte, dass die Eizellen an beliebigen Stellen ins Entoderm überträten oder gar regellos zwischen Entoderm und Ektoderm hin und her balancirten, dann freilich würde ich nicht wagen, darauf bejahend zu antworten; allein so ist es nicht. Die Eizellen treten in einer ganz bestimmten Gegend ins Entoderm über, nämlich in dem betreffenden Seitenhydranthen kurz bevor er eine Blastostyl-Knospe hervortreibt, und sie kehren normalerweise nicht wieder ins Ektoderm des Coenosarcs zurück, ihr Rücktritt erfolgt vielmehr immer erst innerhalb der Gonophoren-Knospe. Der Weg, den die Keimstätte-Verschiebung genommen hat, muss somit der folgende gewesen sein: aus dem Ektoderm des Manubriums (Stadium I) in den Glockenkern (Stadium II), aus diesem in das Entoderm der Gonophoren-Knospe (Stadium III), dann in das Entoderm des Blastostyls (Stadium IV), in das Entoderm des Seitenhydranthen und nun wieder zurück in das Ektoderm (Stadium V) und im Ektoderm in den Stiel des Haupthydranthen (Stadium VI). Der erste Uebertritt der Keimstätte vom Ektoderm ins Entoderm (Stadium II u. III) entzieht sich hier einer speciellen Beurtheilung, da vom ehemaligen medusoiden Bau Nichts mehr vorhanden ist; der zweite Wechsel des Keimblatts scheint zuerst ganz unverständlich, besonders wenn man in der sicherlich irrigen Idee von der besseren Ernährung der Eizellen im Entoderm befangen ist. Wenn man sich aber klar macht, dass die Keimzellen trotz des Uebergangs der Keimstätte ins Entoderm immer ektodermaler Abkunft bleiben, dass somit an der jedesmaligen Keimstätte ein Durchbruch der Ur-Keimzellen vom Ektoderm ins Entoderm stattfinden musste, so wird man zugeben, dass der Uebertritt der Keimstätte aus dem Entoderm ins Ektoderm nur eine Vereinfachung des bisherigen Vorganges ist,

indem von nun an der Durchbruch der Ur-Keimzellen ins Entoderm einfach unterblieb. Warum er aufgegeben wurde, das ist wohl kaum mit Sicherheit zu sagen, und dies um so weniger, als bei Eudendrium capillare die weibliche Keimstätte heute noch im Entoderm liegt. Man kann nur sagen, dass irgend ein Hemmniss, irgend ein Nachtheil aus der Rückverlegung der Keimstätte ins Ektoderm nun nicht mehr eintreten konnte. Leider ist die Architektonik der Stöckchen von Eud. capillare eine so unregelmässige und verworrene, dass es nicht gelang, die Lage der Keimzone im Stock und somit die Entfernung der Keimstätte vom Gonophor scharf zu bestimmen. Vermuthlich liegt sie näher an demselben als bei Eud. racemosum, und es würde sich daraus sehr gut erklären, warum die Keimstätte bei dieser Art nicht auch ins Ektoderm zurückgetreten ist, wie es denn auch in derselben Weise zu verstehen sein wird, dass die männliche Keimstätte bei beiden Arten im Entoderm blieb. Bei dieser ist es nachweisbar, dass die Verschiebung der Keimstätte um ein ganzes Stadium hinter der der weiblichen Keimstätte von Eud. racemosum zurückgeblieben ist.

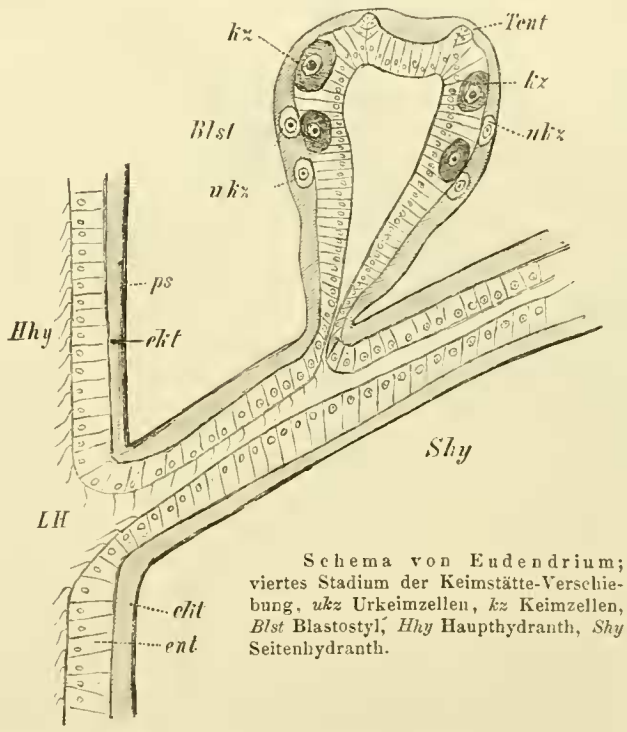
Wenn man von den beiden ersten Stadien der Keimstätte-Verschiebung absieht, so kann man sich aus dem Bau des heutigen Eudendrium die folgenden Stadien ganz wohl anschaulich machen.

Fig. 14.



Schema eines Haupt- und Seiten-Hydranthen von Eudendrium mit weiblichem Blastostyl und mehreren Gonophoren (*Sph*). *Hcp* Hydrocope, *Gcp* Gonocope, *Sa* Seitenast, *Shy* Seitenhydranth, *Hhy* Haupthydranth.

Fig. 15.



Schema von Eudendrium; viertes Stadium der Keimstätte-Verschiebung, *ukz* Urkeimzellen, *kz* Keimzellen, *Blst* Blastostyl, *Hhy* Haupthydranth, *Shy* Seitenhydranth.

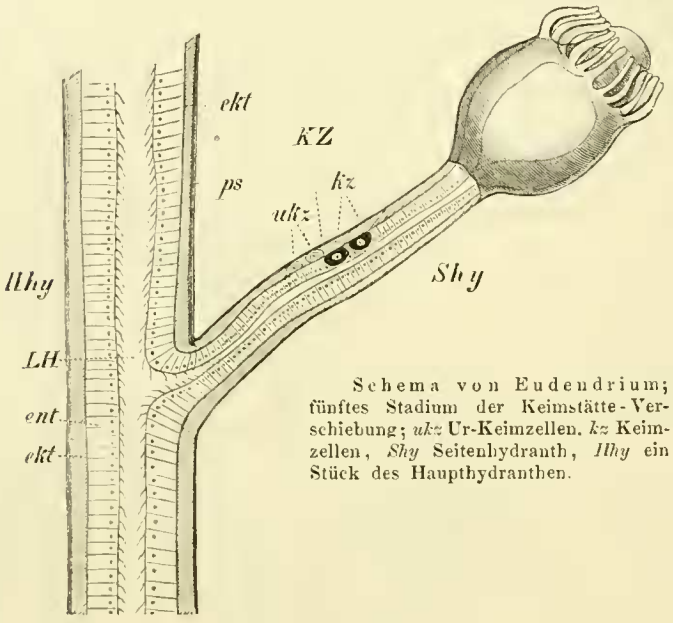
Das dritte Stadium würde sich in den Holzschnitt 14 leicht hineindenken lassen, wenn man von dem Bau der Gonophoren absieht. Man braucht sich nur vorzustellen, dass die Zelle, welche in das Ektoderm des jüngsten Sporophors (*Sph*) eingezeichnet ist, zunächst als Ur-Keimzelle ins Entoderm übertritt, um erst später, wenn die Eizelle und das jetzt noch medusoide Gonophor auf einem gewissen Stadium angelangt sind, ins Ektoderm des Manubriums auszuwandern. Die Keimstätte würde also im Entoderm des einzelnen Gonophors zu denken sein. Die Zeichnung ist nicht speciell zur Veranschaulichung dieses Verhältnisses entworfen, vielmehr mehr zu einer Orientirung über den ganzen Weg, welchen der Verschiebungsprocess genommen hat. Im vierten Stadium finden wir die Keimstätte in der Blastostyl-Knospe (Holzschnitt 15). Die Ur-Keimzellen wandern aus dem Ektoderm derselben

ins Entoderm, dort erfolgt ihre Differenzirung zu Eizellen und im Entoderm wandern sie später, wenn das Blastostyl sich entwickelt hat und anfängt Gonophoren zu treiben, in diese ein, um von dort wieder ins Ektoderm zurückzukehren.

Man sieht, dass mit dieser örtlichen Verschiebung der Keimstätte nothwendig auch eine zeitliche verbunden ist und dass die Eizellen jetzt schon in einem vorgerückteren Stadium in das Gonophor eintreten als im dritten Stadium.

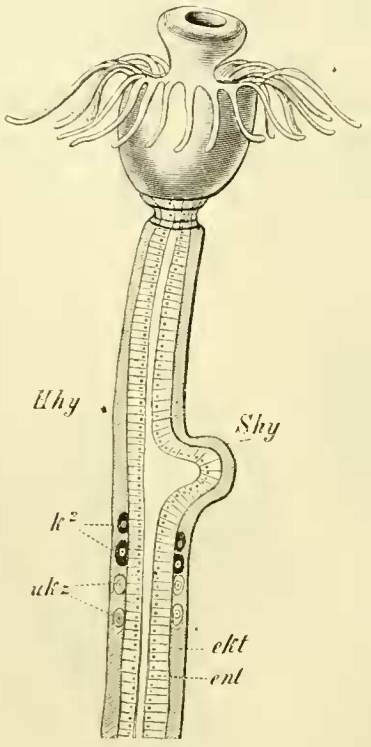
Noch mehr ist dies im fünften Stadium der Fall (Holzschnitt 16), in welchem die Keimstätte

Fig. 16.



Schema von Eudendrium; fünftes Stadium der Keimstätte-Verschiebung; *ukz* Ur-Keimzellen, *kz* Keimzellen, *Shy* Seitenhydranth, *Hhy* ein Stück des Haupthydranthen.

Fig. 17.



Sechstes Stadium der Keimstätte-Verschiebung. Ein Haupthydranth von Eudendrium mit der Knospen-Anlage des Seitenhydranthen *Shy*; darunter die Ur-Keimzellen *ukz* und Keimzellen *kz*, beide im Ektoderm.

im Entoderm des Seitenhydranthen liegt, von dem das Blastostyl später hervorsprosst (vergl. Holzschnitt 14 u. 15, *Shy* u. *Blst*). Der Uebertritt der Ur-Keimzellen aus dem Ektoderm ins Entoderm findet nun hier statt, die Differenzirung der Eizellen geht jetzt vor sich, ehe die Blastostylknospe noch angelegt ist, und die Wanderung der Eizellen ist zunächst ins Entoderm derselben gerichtet und dann weiter wie in Stadium IV.

Das sechste und letzte Stadium (Holzschnitt 17) zeigt uns dann die Keimstätte wieder im Ektoderm, indem die Ur-Keimzellen nun nicht mehr ins Entoderm übertreten, um sich zu differenziren. Auf Holzschnitt 17 sind daher die Ur-Keimzellen und die bereits differenzirten Keimzellen unmittelbar nebeneinander eingezeichnet und zwar in den Haupthydranthen (vergleiche Holzschnitt 14, *Hhy*), grade unterhalb der Stelle, an welcher der Seitenhydranth (*Shy*) hervorzusprossen im Begriff steht. Von hier aus haben dann die Eizellen den ganzen weiten Weg, zuerst im Ektoderm hin in den Seitenhydranthen, dann in das Entoderm desselben, in diesem hin in das Blastostyl, schliesslich in das Gonophor zurückzulegen, und in dem Gonophor dann noch ins Ektoderm wieder durchzubrechen.

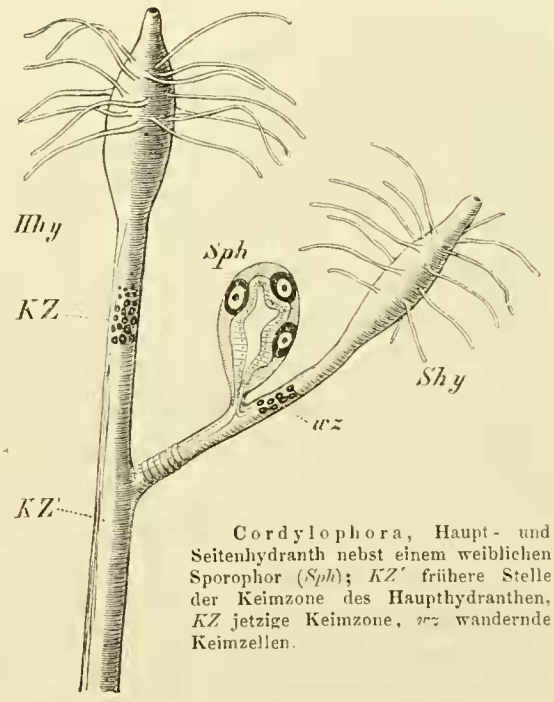
Mit dieser Wanderung stehen wir dann wieder auf thatsächlichem Boden, denn von dieser letzten Keimstätte aus wandern heute noch die Keimzellen nach der weit entfernten Reifungsstätte.

Wenn nun auch Eudendrium von Arten abzuleiten ist, welche Medusen hervorbrachten, so bleiben nur Cordylophora und Corydendrium übrig, deren Sporophoren möglicherweise auf anderem und direkterem Wege entstanden sein könnten. Es wird sich später erst herausstellen, warum der Nachweis einer solchen, nicht von Medusenträgern abstammenden Art von besonderer Wichtigkeit sein würde. Es ist deshalb unerlässlich, auch diese Arten einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen.

Cordylophora besitzt keine Blastostyle, ihre Sporophoren zeigen in beiden Geschlechtern keine Spur von medusoidem Bau und entspringen an derselben Stelle, an welcher auch Hydranthen hervorknospen können, ja diese Sporophoren sollen sogar nach einer Beobachtung von *Allman* ausnahmsweise nach Entleerung der Geschlechtsprodukte zu einem Hydranthen auswachsen. Alles dies scheint entschieden gegen medusoide Abstammung zu sprechen und für Entstehung aus Hydranthen.

Dennoch kann ich mich nicht in diesem Sinne entscheiden. Das Fehlen jeder Spur medusoiden Baues kann einfach darauf beruhen, dass die Keimstätte sich innerhalb des Ektoderms verschoben hat, wie bei Heterocordyle. Dass aber eine Verschiebung der Keimstätte stattgefunden hat, unterliegt keinem Zweifel, da die weibliche Keimstätte im Hauptlydranthen liegt (Holzschnitt 18, *KZ*), also fast so weit vom Gonophor entfernt als bei Eudendrium, die männliche aber im Seitenhydranthen, also wenigstens um einen Schritt zeitlich und örtlich näher. Die Gonophoren nun entspringen allerdings an Stelle von Hydranthen, allein an denselben Stellen nehmen bei andern Tubularinen Medusenknospen ihren Ursprung. Ganz so wie bei Cordylophora von der Knospungszone des Hydranthenstiels successive zwei bis vier Sporophoren alternirend nach rechts und nach links gewandt übereinander hervorsprossen können, geschieht dies auch bei Bougainvillia mit Medusenknospen. Nun hat allerdings *Allman* in seltnen Fällen beobachtet, dass der „Spadix" eines entleerten Gonophors sich zu einem Hydranthen umwandelte, und seine Zeichnung[1]) lässt keinen Zweifel darüber, dass innerhalb der Chitinhülle des entleerten und verschwundenen Sporophors ein junger Hydranth hervorwächst, allein der „Spadix", d. h. der Entodermschlauch des Gonophors allein kann unmöglich zum Hydranthen werden, und die Beobachtung liesse vielleicht doch die Deutung einer seitlichen Knospung vom Gonophoren-Stiel aus zu. Wenn aber auch nicht, so ist sie doch für die phyletische Herleitung des Sporophors von einem Hydranthen nicht zu verwerthen, weil *L. Agassiz* eine ganz ähnliche Beobachtung von seinem Rhizogeton fusiformis mittheilt[2]), dieses aber eine Clava mit wurzelständigen Gonophoren ist. Die Gonophoren von Clava aber wurden oben als Medusoide nachgewiesen,

Fig. 18.



Cordylophora, Haupt- und Seitenhydranth nebst einem weiblichen Sporophor (*Sph*); *KZ'* frühere Stelle der Keimzone des Haupthydranthen, *KZ* jetzige Keimzone, *wz* wandernde Keimzellen.

1) „Tubul. Hydr." p. 204.

2) „Contrib. Nat. Hist. U. St." Vol. IV, p. 224.

und somit können auch solche Gonophoren, welche rückgebildete Medusoide sind, unter Umständen sich in Hydranthen verwandeln.

Auf der andern Seite ist nun freilich auch ein positiver Beweis für medusoide Abstammung kaum beizubringen. Das Einzige, was sich anführen liesse, wäre die ziemlich nahe Form-Verwandtschaft mit den Medusen-tragenden Gattungen Dendroclava und Campaniclava, allein eine sichere Entscheidung liegt auch darin nicht.

Am ersten könnte man geneigt sein, die Sporophoren von Corydendrium parasiticum als umgewandelte Hydranthen zu betrachten. Diese Gattung verhält sich in vielen Punkten anders als die übrigen Claviden, zu denen sie dem Bau ihrer Hydranthenköpfchen nach gestellt worden ist. Die Art der Verästelung durch dichotomische Spaltung in spitzen Winkeln, die sehr eigenthümliche Skelettbildung mit mehrfach ineinander geschachtelten Perisarc-Röhren, dann auch der Bau der Hydranthen selbst mit der sonst bei keiner Clavide vorkommenden kropfförmigen Cambium-Zone, dies Alles weist der Gattung eine isolirte Stellung an. Dazu kommt dann noch das Gonophor, dessen langgestreckte, schlauchförmige Gestalt bei keinem mir bekannten Hydroiden sich wiederfindet, die wundersame Einrichtung des Auskriechens der reifen Eier, und die Bildung einer harten Eischale um dieselben. Der letztgenannte Umstand spricht indessen nicht so entschieden gegen medusoide Abstammung dieser Sporophoren als man denken könnte. Auch bei Eudendrium ist der Vortheil, den die Beibehaltung der Glockenhöhle als Brutraum bietet, aufgegeben und dafür die Einrichtung von harten Eischalen eingeführt worden.

Die Keimstätte von Corydendrium liegt für beide Geschlechter im Entoderm und es findet auch im Sporophor keine Auswanderung ins Ektoderm statt; Spermarium wie Ovarium bleiben im Entoderm und grenzen sich nicht einmal durch eine structurlose Membran vom Epithel des Entoderms ab. Allein auch das Fehlen des sonst fast ausnahmslos vorkommenden Uebertritts der Keimzellen in das Ektoderm des Gonophors berechtigt nicht zu dem Schlusse auf nicht-medusoide Abstammung der Sporophoren, denn er fehlt auch bei den Gonophoren von Pachycordyle, deren Abstammung von Medusen klar vorliegt.

So muss es einstweilen unentschieden bleiben, wie man sich die Entstehung der Sporophoren bei Corydendrium zu denken hat, es werden sich aber später noch Momente ergeben, welche die Abstammung von Hydranthen noch mehr in Zweifel stellen.

Die letzte der oben aufgestellten vier Gruppen der Tubularinen enthält nur die Gattung Hydra als die einzige Gattung, bei welcher die Gonaden noch in der Leibeswand des Hydranthen selbst liegen, anstatt wie sonst immer in der eines besonderen, zu diesem Behuf umgewandelten Trägers, sei er Meduse, Gonophor, Sporophor oder Blastostyl [1]). Hält man diese Thatsache mit dem einfachen Bau, dem Zwitterthum, der systematisch isolirten Stellung von Hydra und vielleicht auch noch mit dem Aufenthalt im süssen Wasser zusammen, so kann man nicht umhin, Denjenigen beizustimmen, welche Hydra für eine sehr alte Hydroidenform halten. Auch das Zusammenfallen von Keimstätte und Reifungsstätte ist in demselben Sinn zu deuten. Dadurch wird denn die rein ektodermale Entstehung beider Gonaden von grosser Bedeutung.

Von den im speciellen Theil untersuchten Formen sind nur die Siphonophoren noch nicht in den Kreis der Betrachtung hereingezogen worden.

1) Auch bei Sertularella polyzonias entwickeln sich Ovarien und Spermarien direkt in der Wand des Blastostyls, nicht in besondern Gonophoren. Allein hier leidet es keinen Zweifel, dass dies eine sekundäre Einrichtung ist, wie schon die Existenz eines Blastostyls mit seiner ganzen phyletischen Vergangenheit beweist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass alle Gonaden-Träger bei den Siphonophoren irgend einen Grad medusoiden Baues aufweisen, wie *Leuckart* zuerst nachwies, oder, wie wir heute sagen werden, dass sie alle medusoider Abkunft sind.

Die Verhältnisse der Keimstätte zur Reifungsstätte zeigen eine auffallende Homologie mit den entsprechenden Beziehungen bei den Hydroiden. Zunächst entsprechen Velella und Porpita den Hydroiden mit freier Medusenbrut, wie sie in der ersten oben aufgestellten Gruppe der Tubularinen vereinigt sind. Die Chrysomitra-Medusen von Velella zeigen dieselbe Lage der Gonaden im Ektoderm des Manubriums, wie sie sämmtliche Oceaniden *Gegenbaur*'s = Anthomedusen *Haeckel*'s besitzen, und sie entwickeln sich erst nach Loslösung der Medusen von der Kolonie und offenbar an derselben Stelle, an welcher sie auch reifen; Keimstätte und Reifungsstätte fallen zusammen.

Alle übrigen Siphonophoren, soweit sie mir zur Untersuchung gekommen sind, entsprechen in Bezug auf den Bau ihrer Geschlechts-Individuen der zweiten Gruppe der Tubularinen, sie haben alle medusoide Gonophoren, die sich nur durch den Grad ihrer Reduction unterscheiden, die sich theils bei der Reife loslösen, um eine Zeit lang mehr oder weniger lebhaft umher zu schwimmen, theils auch ganz sessil geworden sind. Ihre Gonaden liegen ebenfalls im Ektoderm des Manubriums mit einziger Ausnahme der weiblichen Physophoriden, bei welchen aber die abweichende Lage offenbare Folge sekundärer Veränderungen ist, nämlich der Reduction der Eizahl auf ein einziges Ei. Das Ei bleibt gewissermassen auf dem Weg ins Ektoderm liegen und wird von einer, nur hier vorkommenden, von Kanälen durchzogenen Entodermschicht, dem Homologon des Spadix, eingehüllt. Sieht man von dieser Ausnahme ab, so ist die Lage der Gonaden überall dieselbe. Die der Keimstätte ist ausnahmslos bei allen die gleiche, die Keimzellen differenziren sich im Entoderm und zwar meist nicht im Gonophor selbst, sondern in der Anlage derjenigen Theile, von welchen das Gonophor hervorwächst. Diese sind theils die Basalstücke von Polypen (Galeolaria), theils solche von Tastern (Forskalia) oder selbstständige Stämmchen oder Stiele (Hippopodius, Agalma). Es ist also auch hier eine Verschiebung der Keimstätte eingetreten und zwar in derselben Richtung wie bei den Tubularinen. Genau wie bei diesen so unternehmen auch hier die Keimzellen Wanderungen mit ganz bestimmter Marschroute, indem sie zuerst in das Entoderm des jungen Gonophors einrücken, dann aber in den Glockenkern durchbrechen, und zwar zu der Zeit, in welcher derselbe bereits eine Anlage der Glockenhöhle umgibt und in welcher der Spadix emporzuwachsen beginnt; das Endziel der Wanderung ist das Ektoderm des Manubriums, und dies wird auch dann festgehalten, wenn die Gonaden zu ihrer Ernährung einer grossen, tief in sie eindringenden Entodermfläche bedürfen, wie dies bei den Ovarien von Hippopodius und Galeolaria der Fall ist, bei welchen die einzelnen Eizellen von förmlichen Entoderm-Follikeln umschlossen werden. Trotzdem durchsetzen dort die Eizellen zuerst die Stützlamelle und werden erst sekundär später wieder von Entoderm-Follikeln umhüllt, wie dies im speciellen Theil genauer geschildert wurde. Schwerlich wird es für diese mit solcher Zähigkeit festgehaltene Rückkehr ins Ektoderm eine andere Erklärung geben als die schon bei den Tubularinen gegebene, nach welcher bei der Verschiebung der Keimstätte die alte Reifungsstätte von Anfang an beibehalten wurde. Da nun aber Keim- und Reifungsstätte ursprünglich identisch waren und beide im Ektoderm des Manubriums lagen, so folgt weiter, dass die Keimzellen ursprünglich ektodermaler Abkunft sind.

Kennten wir nur die Siphonophoren, so würde man vielleicht die Annahme einer sprungweisen Verlegung der Keimstätte ins Entoderm ohne genetischen Zusammenhang der früheren mit den jetzigen Keimzellen nicht bestimmt zurückweisen können, da wir aber bei den Tubularinen die beiden End-

punkte des Keimstätte-Verschiebungs-Processes durch eine Reihe von Zwischenstadien verbunden wissen, deren Existenz ein Ueberspringen der Keimstätte ganz undenkbar erscheinen lässt, so werden wir auch bei den Siphonophoren den Wechsel der Keimstätte aus dem Ektoderm ins Entoderm auf einen allmäligen Verschiebungsprocess beziehen müssen. Ein thatsächlicher Anhalt dafür, dass auch hier die Ur-Keimzellen dem Ektoderm angehören und dann ins Entoderm überwandern, liegt aber hier nicht vor; soweit die Anlage der Geschlechts-Individuen in der Ontogenese zurückverfolgt werden konnte, erschien die Anlage der Keimzellen als entodermal. Allerdings aber enthielten auch die jüngsten zur Beobachtung gelangten Stadien bereits ein mächtig wucherndes Entoderm, es wird also die Möglichkeit nicht ausgeschlossen sein, dass, bevor diese Wucherung eintritt, also bevor noch die Knospe der Genital-Anlage sich erhebt, ein Durchbruch von Ektodermzellen ins Entoderm stattfindet.

B. Der phyletische Zusammenhang zwischen der Polypen-, Medusen- und Gonophoren-Form.

Die im speciellen Theil enthaltenen, im vorhergehenden Abschnitt verknüpften Thatsachen werfen ein ganz bestimmtes Licht auf die Herkunft der heute lebenden Hydromedusen-Formen und gestatten es, in Verbindung mit vielen bereits bekannten Daten sich ein ungefähres Bild von dem Entwicklungsgang zu machen, den diese Gruppe genommen hat; für die später folgenden Erörterungen über die Abkunft der Keimzellen ist ein solcher Versuch unentbehrlich.

Die niedrigste, d. h. einfachste Form der heute lebenden Hydroiden ist wohl Hydra; es scheint mir wenigstens für jetzt kein Grund vorzuliegen, sie für eine rückgebildete Form, wohl aber manche Gründe, sie für eine sehr alte Form [1]) zu halten, wie oben schon genauer begründet wurde, und wie es auch so von den meisten Forschern angenommen wird. Jedenfalls besitzt sie die einfachste Form der Gonaden-Bildung, und wenn wir auf diese einen Schluss gründen dürfen, so bestand die älteste Form geschlechtlicher Fortpflanzung bei den Hydroiden in der Bildung von Gonaden in der Leibeswand des Polypen, ursprünglich vielleicht eines jeden, später nur der Polypen einer bestimmten Generation, vom Ei an gerechnet.

Von diesem denkbar einfachsten Zustand geschlechtlicher Fortpflanzung wäre eine Weiterentwicklung in doppelter Richtung denkbar. Erstens könnten die Gonaden sich dadurch zu selbstständigen Geschlechts-Individuen erhoben haben, dass sie in eine Ausstülpung der Leibeswand zu liegen kamen, die sich dann weiter differenzirt hätte. Dass Dies an und für sich nicht undenkbar ist, beweisen die Gonaden der Eucopiden, die von *Allman*, wie oben erwähnt, für besondere Geschlechts-Individuen genommen wurden, die aber genetisch Nichts sind als ausgestülpte Gonaden. Zweitens könnten einzelne Hydranthen nach dem Princip der Arbeitstheilung zu ausschliesslichen Trägern der Gonaden, und durch Loslösung vom Stock zu Medusen weiterentwickelt worden sein. Bekanntlich ist man lange Zeit wohl ziemlich allgemein der Ansicht gewesen, dass auf dem ersteren Wege die Bildung der Medusen-Form zu Stande gekommen sei, und in der That führen ja zahlreiche Uebergänge von dem Sporophor, der einfachen, Gonaden enthaltenden Blindsack-Bildung der Leibeswand bis zur vollkommnen Meduse hin. *Gegenbaur* [2]) gebührt das Verdienst, diese morphologische Reihe vollständig

1) Während der Correktur kommt mir der Aufsatz von *Korotneff* zur Kenntniss über die Embryogenese von Hydra („Zeitschr. f. wiss. Zool." Bd. XXXVIII, p. 314). Die Angabe von *Kleinenberg*, dass die äussere Schicht der Embryonalzellen in die Schalenbildung aufgehe, bestätigt sich danach im Wesentlichen; ich glaube indessen nicht, dass diese sonderbare Eigenthümlichkeit gegen ein hohes Alter der Hydra-Form spricht, wenn sie selbst vielleicht auch eine neuere Errungenschaft sein sollte.

2) „Grundzüge der vergleichenden Anatomie," erste Auflage, Leipzig 1859.

klar dargelegt und die Gonophoren der Hydroiden als die Homologa der Medusen nachgewiesen zu haben. In seiner ersten zusammenfassenden Darstellung tritt indessen die phyletische Auslegung dieser morphologischen Beziehungen, die Idee eines der morphologischen Reihe zu Grunde liegenden genetischen Zusammenhangs noch nicht bestimmt hervor; die Stadien sind zwar in aufsteigender Reihe angeordnet, von dem Hydra-artigen Geschlechtsorgan bis zur Meduse, aber ohne dass das Problem der Abstammung berührt wurde; die Zeit dafür war noch nicht gekommen. In der beinahe zwanzig Jahre später erschienenen zweiten Auflage seines Buches hat *Gegenbaur* nicht versäumt, das Problem zu stellen; er leitet die Medusenbildung von einem Freiwerden der sexuellen Individuen, einer Ablösung derselben vom Stock ab und kommt so zu folgenden Schlüssen: „Die Ablösung vom Stock dürfte demnach für jene sexuellen Individuen als das erste, ihre Differenzirung in der medusoiden Richtung bedingende Moment gelten, gleichwie das Sitzenbleiben der medusoiden Gemmen in den andern Fällen von einer Rückbildung jener medusoiden Generation begleitet ist. Wenn aber diese Organisation durch ein ursprüngliches Freiwerden erlangt ward, so würden die medusoiden Gemmen nicht etwa in der Ausbildung stehen gebliebene, sondern vielmehr in der Rückbildung begriffene Medusengemmen zu beurtheilen sein. Eine sichere Entscheidung darüber ist deshalb nicht möglich, weil die einzelnen Stadien der Rückbildung mit denen der Ausbildung völlig ähnlich sein können und regressive Metamorphosen nicht direkt beobachtet sind[1])." Hier ist also bereits der Gedanke ausgesprochen, dass die medusoiden Gonophoren Rückbildungen sein können, und ich glaube, dass man jetzt noch weiter gehen und den Nachweis führen kann, dass sie durchweg Rückbildungen sind und als aufsteigende Reihen überhaupt nicht angesehen werden können. Zuerst hat wohl *v. Koch*[2]) diesen Gedanken ausgesprochen und zu begründen versucht, wenn freilich auch auf einer ungenügenden Basis von Thatsachen. Er konnte deshalb einen förmlichen, auf den Bau der Gonophoren sich stützenden Beweis nicht versuchen, sondern musste sich darauf beschränken, seine Ansicht durch Gründe allgemeinerer Natur zu stützen. Die Annahme, dass man in den Gonophoren die Stadien des Medusen-Bildungsprocesses vor sich habe, scheint ihm mit Recht die Homologien unerklärt zu lassen, welche unzweifelhaft „zwischen Medusen und Hydroidpersonen" bestehen, wie denn auch ferner die Thatsache, dass „die Medusen der verschiednen Hydroidfamilien im Allgemeinen ganz gleich gebaut sind, während doch eben in diesen Familien die verschiedensten Geschlechtsknospen von den einzelnen Arten erzeugt werden." In neuester Zeit hat *Hamann*[3]) ebenfalls die medusoiden Gonophoren als Rückbildungen von Medusen gedeutet, ohne indessen einen Beweis zu versuchen. Der Beweis scheint mir in folgenden Momenten enthalten zu sein.

Zunächst liegt schon im Bau der Gonophoren allein, so wie wir ihn jetzt kennen, der Beweis regressiver Bildung. Verhielte es sich umgekehrt, so müsste es Gonophoren mit kurzer Glocke geben, d. h. Gonophoren, deren Glocke noch nicht so weit vorgeschritten wäre, um das ganze Manubrium zu umhüllen, denn man müsste sich ja die Glocke durch Umwachsung der primären Geschlechtsknospe, durch eine Duplikatur des „Integumentes" entstanden denken. So ist der Vorgang in der ersten Auflage von *Gegenbaur*'s bedeutungsvollem Buche noch dargestellt (Vergleich. Anat. p. 96 u. 97). Nun finden wir aber, dass solche postulirte kurze Glocken primär nirgends vorkommen und dass sie da, wo sie vorkommen, wie z. B. bei den Gonophoren von Hippopodius, auf einer sekundären Ueberflügelung der Glocke durch das Manubrium beruhen, der ein Stadium vor-

1) *Gegenbaur*, „Grundriss der vergleichenden Anatomie", p. 100, Leipzig 1878.
2) „Jen. Zeitschr. f. N." Bd. VII, p. 464 (1873).
3) „Organismus der Hydroidpolypen" p. 27.

hergegangen war, in welchem umgekehrt die Glocke das Manubrium vollständig umschloss. Nun könnte man freilich sagen, dass die Stadien mit kurzer Glocke heute nicht mehr erhalten seien, allein dem gegenüber fällt schwer in die Wagschale, dass bei Gonophoren von wenig entwickelter Medusenform (nach meiner Auffassung also: von stark reducirtem Medusenbau) die Glocke in ihrem ganzen Umfang und in allen ihren Schichten bereits vorhanden ist, seien diese auch so dünn, dass sie sich nur mit Mühe und bei starker Vergrösserung erkennen lassen (Halecium, Plumularia). Weiter enthalten solche dünnsten Glockenwände stets bereits eine Entodermschicht, die „Entodermlamelle", deren Vorhandensein sich durchaus nicht verstehen lässt, wenn man progressive Entwicklung voraussetzt, denn die Entodermlamelle mit den Radiärkanälen könnte erst dann in die Glocke hineingewachsen sein, wenn deren Dicke eine besondere Nahrungszufuhr erheischte.

In demselben Sinn sprechen die Entwicklungs-Erscheinungen. Wie wollte man es erklären, dass bei Gonophoren mit ganz schwach ausgesprochenem medusoiden Bau, wie z. B. bei Clava, die Bildung des Gonophors durch dasselbe Embryonal-Organ, den Glockenkern eingeleitet wird, welches die Bildung der Meduse vermittelt? Darauf hätte es allerdings vor Kurzem noch eine Antwort gegeben, nämlich die, dass der Glockenkern ursprünglich Gonaden-Anlage gewesen sei und dass erst aus dieser sich die Medusenform entwickelt habe. So fasste es *E. van Beneden* auf nach Beobachtungen an Hydractinia, wenn er sagte: „Phylogéniquement il faut considérer le sporosac comme ayant précédé la Méduse. Le sporosac n'est que l'organe reproducteur qui a pu s'isoler et atteindre la forme de Méduse, grâce au mode de développement de l'organe testiculaire, par invagination de l'ectoderme[1])." Das „organe testiculaire" ist eben der Glockenkern. Wenn aber derselbe ursprünglich Gonaden-Anlage gewesen wäre und durch Einwachsen in die einfach blindsackförmige Gonophoren-Knospe im Laufe der phyletischen Entwicklung zur Entstehung der Meduse geführt hätte, dann könnte bei Gonophoren, d. h. also im Sinne dieser Annahme gesprochen, bei den Vorstadien der Medusen unmöglich jemals die Keimstätte anderswo liegen als im Glockenkern; andernfalls würde ja ein Glockenkern gar nicht bestehen können, da er eben als Gonaden-Anlage erst ins Leben tritt. Nun liegt aber thatsächlich die Keimstätte bei beiden Geschlechtern von Hydractinia nicht im Glockenkern, sondern im Entoderm und ebenso verhält es sich bei den Gonophoren von Gonothyraea, Opercularella, Plumularia, Halecium, Hippopodius u. s. w. Der Ursprung des Glockenkerns kann also nicht von den Gonaden hergeleitet werden, und die Brüder *Hertwig* sind im Recht[2]), wenn sie die betreffende Ektoderm-Einstülpung bei Hydractinia als „die rudimentär bleibende Anlage des Schwimmsacks der Meduse" bezeichnen.

Vollkommen unverständlich würde ferner unter der Voraussetzung progressiver Entwicklung die Thatsache bleiben, dass überall da, wo die Keimstätte im Entoderm liegt, die Geschlechtszellen später, wenn sie ins Gonophor eingerückt sind, ins Ektoderm überwandern und zwar in die dem Ektoderm des Manubriums entsprechende Schicht. Man kann darauf nicht antworten, dass diese Lage überall die günstigste gewesen sei, denn zahlreiche Fälle lehren, dass der Uebertritt ins Ektoderm auch in solchen Gonophoren erfolgt, in welchen er physiologisch ganz bedeutungslos ist. Was soll es der Eizelle von Campanularia flexuosa nützen, dass sie sich ausserhalb der Stützmembran lagert, und bei Hippopodius und Galeolaria wurde schon erwähnt, dass

1) *E. van Beneden*, „De la distinction originelle" etc. p. 62.
2) „Organism. d. Medusen" p. 35.

die ektodermale Lagerung der Eizellen durch sekundäres Einwachsen von Entodermzellen zwischen die Eizellen thatsächlich, wenn auch nicht formal aufgehoben wird. Weshalb wandern also hier die Eizellen zuerst ins Ektoderm, wenn sie nachher doch von Entoderm-Follikeln umschlossen werden sollen? Wenn man aber hinter der ektodermalen Lagerung der Gonaden irgend einen unbekannten Vortheil vermuthen wollte, der so entscheidend wäre, dass er schon im Anfang der Medusenbildung den Ausschlag gegeben hätte, so beweisen die beiden Fälle von Pachycordyle und Corydendrium, dass die Gonaden in Gonophoren ohne oder mit niedrig entwickelter Medusen-Structur sehr wohl im Entoderm bleiben und dort zur Reife gelangen können.

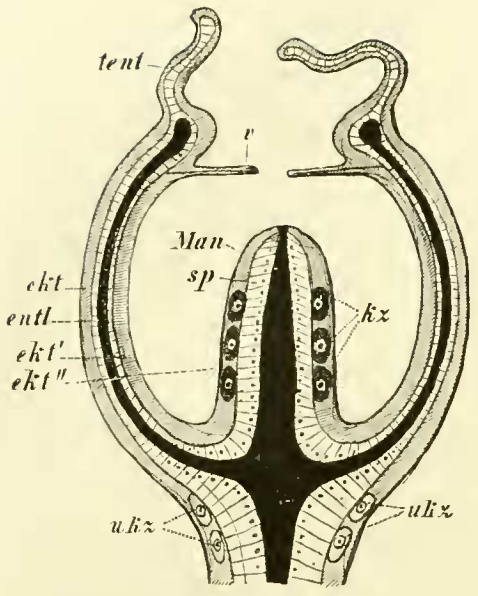
Dazu kommt dann noch, dass der ganze oben entwickelte phyletische Vorgang der Keimstätte-Verschiebung sich im umgekehrten Sinn gar nicht verstehen liesse.

So scheint es mir unzweifelhaft dargethan, dass alle Gonophoren, welche irgend einen Grad von medusoidem Bau erkennen lassen Rückbildungen sind, und es ist ja oben gezeigt worden, wie sich unter dieser Voraussetzung die scheinbar so regellosen und verwirrenden Thatsachen der Keimzellen-Entstehung befriedigend einem grossen phyletischen Entwicklungsprocess einordnen lassen. Wenn deshalb *Gegenbaur* im Jahr 1878 noch völlig berechtigt zu der Meinung war, dass man nicht darüber entscheiden könne, ob die medusoiden Gonophoren „als in der Ausbildung stehen gebliebene" oder als „in der Rückbildung begriffene Medusengemmen zu betrachten seien, weil die einzelnen Stadien der Rückbildung mit denen der Ausbildung völlig ähnlich sein" könnten, so dürfen wir jetzt behaupten, dass diese Unsicherheit durch die genauere Kenntniss des Baues dieser Gonophoren in Verbindung mit der wahren Lage ihrer Keimstätte gehoben ist und wir können mit voller Sicherheit den Satz hinstellen, dass mindestens alle Gonophoren, welche sich mittelst eines Glockenkerns entwickeln medusoider Abkunft sind.

Wenn dies feststeht, so können die Medusen nicht aus Gonophoren entstanden sein und es bleibt Nichts übrig, als ihre Ableitung von Hydranthen. So erhalten wir also auf diesem Wege eine Bestätigung der Ansicht, zu welcher man auf anderem Wege schon gelangt ist. Die Brüder *Hertwig* und *Claus* haben Homologien im Bau von Hydranthen und Medusen nachgewiesen, welche die phyletische Ableitung der Letzteren aus den Ersteren sehr wohl gestatten. Schon *Allman* hat diese Homologien zum Theil ganz richtig bestimmt, indem er das Manubrium der Meduse dem Hypostom des Polypen verglich und die Glocke einer Ausdehnung des Peristom-Randes. Er irrte nur, wenn er den Rand der Mundscheibe dem Glockenrand der Meduse nicht unmittelbar gleichsetzte, sondern den Haupttheil der Glocke durch eine Verwachsung der Tentakel mittelst schwimmhautartiger Verbindungsstücke zu Stande gekommen dachte. Er kannte noch nicht die Existenz der Entoderm-Lamelle, welche eine solche Deutung nicht zulässt. Erst nachdem diese durch *Claus* und die Brüder *Hertwig* nachgewiesen worden war, konnte es nicht mehr zweifelhaft sein, dass „der Rand des Peristoms oder der Mundscheibe von Hydra dem Schirmrand der Medusen entspricht". Die Randtentakel der Meduse entsprechen somit dem aboralen Tentakelkranz, die Mundarme etwa dem ovalen Tentakelkranz einer Tubularia.

Von der bei Hydra erhaltenen Form der Gonaden ausgehend, wird man die Entstehung der Medusen mit *Gegenbaur* aus einer Ablösung der Gonaden tragenden Hydranthen vom Stock ableiten müssen. Gewiss wird dabei das Princip der Arbeitstheilung mitgewirkt haben, indem nicht alle Individuen des Stockes Gonaden hervorbrachten, wie sich das ja heute wenigstens bei Hydra und bei den meisten Hydroiden so verhält. Indem sich bei der Umwandlung des Polypen zur Meduse die Längsachse bedeutend verkürzte, mussten die Gonaden, welche zuerst noch unterhalb des Hydranthen-Köpf-

Fig. 19.



Schema einer Meduse, bei welcher die primäre, hypothetische Keimstätte durch die Ur-Keimzellen, *ukz*, angegeben ist, die sekundäre heutige Keimstätte durch die Keimzellen *kz*.

chens gelegen waren an den aboralen Pol der werdenden Meduse rücken. In dem Masse, als die Schwimmglocke sich mehr und mehr ausbildete wird sich dann — schon dem Schwerpunkt des schwimmenden Thieres zu lieb — die Reifungsstätte der Gonaden nach abwärts verschoben haben, um sich schliesslich in der Wand des Manubriums zu fixiren (Holzschnitt 19). Da bei Hydra, der einzigen Form mit Gonaden tragenden Hydranthen, welche uns erhalten zu sein scheint, beiderlei Keimzellen durch Differenzirung von Ektodermzellen entstehen, so können wir uns nicht wundern, auch bei allen Medusen die Keim- und Reifungsstätte von beiderlei Geschlechtszellen im Ektoderm zu finden. Dass der eben besprochenen Verschiebung der Reifungsstätte ins Manubrium die gleiche Verschiebung der Keimstätte folgte oder sie begleitete, kann ebenfalls nicht überraschen, wenn es auch ohne Kenntniss jener erschlossenen Zwischenformen vom Polypen zur Meduse nutzlos wäre, die betreffenden Motive der Verschiebung bestimmen zu wollen.

Ob solche Zwischenformen sich etwa noch bis heute erhalten haben, ist nicht ohne Weiteres zu verneinen. Ich war eine Zeit lang geneigt, in der vielbesprochenen kriechenden Meduse, Clavatella prolifera eine solche Zwischenform zu erkennen. Die gewöhnlich als „rudimentär" bezeichnete Glocke dieser merkwürdigen Art liesse sich an und für sich auch als ein in der Weiterentwicklung stehen gebliebenes Organ auffassen und wenn die Angabe *Krohn*'s [1]), dass die Gonaden die ganze obere Wandung der Leibeshöhle oder die Rückenseite" des Thieres einnähmen, so würde eine solche Deutung einigen Halt gewinnen. Indessen scheint sich der sonst so überaus genaue Beobachter hier getäuscht zu haben, da *Häckel* [2]) neuerdings die Gonaden in der „oralen Magenwand" angibt, was also dem Manubrium entsprechen würde. Allerdings liegt eine Bruthöhle, nach *Häckel* ein „Rest des Stielkanals" am Rücken, allein dies kann sehr wohl eine sekundäre Einrichtung sein und mit der kriechenden Lebensweise in Verbindung stehen. Es kommt noch dazu, dass die Medusenknospen von Clavatella am Köpfchen des Hydranthen entspringen, also an einer Stelle, an welcher niemals Hydranthen entspringen. So wird am Ende doch die auch von *Häckel* als zweifelhaft hingestellte Verwandtschaft der als Cladonemiden zu einer Familie vereinigten Gattungen eine natürliche und reale sein, und falls dies der Fall sein sollte, müsste Clavatella zweifellos als Meduse betrachtet werden. Die Entwicklungsgeschichte allein kann darüber Sicherheit geben und bei Cladonema radiatum entwickelt sich die Meduse auf die gewöhnliche Weise d. h. durch Vermittlung eines Glockenkerns; diese Art der Entwicklung aber bedeutet, wie mir scheint nichts Anderes, als dass die betreffende Form bereits die ganze phyletische Vorgeschichte der Medusenbildung hinter sich hat, dass die Art sich zu einer Zeit differenzirt hat, als die Medusenform schon erreicht war.

Die phyletische Entstehung des Glockenkerns als eines embryonalen Organs muss sich aus der Umgestaltung des Hydranthen zur Meduse ableiten lassen, falls diese überhaupt stattgefunden hat, und ich denke mir sie in folgender Weise. Vom „biogenetischen Grundgesetz" ausgehend

1) „Wiegmann's Archiv f. Nat." 1861.
2) „System d. Medusen" p. 106.

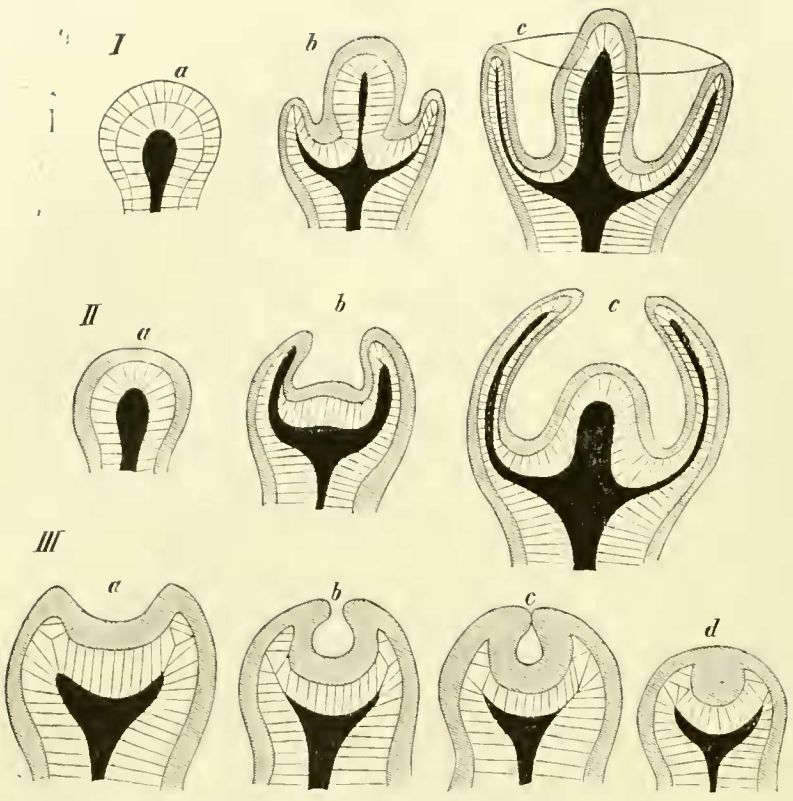
sehe ich in der heutigen Ontogenese der Medusenknospe die umgekehrte Folge der phyletischen Stadien, welche durchlaufen wurden, wenn auch natürlich mit Aenderungen und Zusammenziehungen. Diese letzteren lassen sich einigermassen erschliessen, wenn man sich die Hydranthenform und die Stufen vor Augen hält, welche vom Hydranthen zur Meduse geführt haben mögen. Von allen Einzelheiten abgesehen müssen diese Stufen vor Allem in einer zunehmenden Verbreiterung und glockenartigen Krümmung des Peristom-Randes bestanden haben, welche solange zunahm, bis die Glocke das Manubrium an Länge erreichte oder sogar überragte.

Nun ist aber die heutige Medusenglocke in der Knospe vollständig geschlossen und der Glockenmund bildet sich erst später; auch erscheint nicht, wie man erwarten könnte, das vom Polypen her als Hypostom bereits vorhandene Manubrium zuerst in der Knospe, sondern die phyletisch jüngere Glocke. Bei allen Medusen, deren Entwicklung ich kenne, tritt die Glockenhöhle von ihren ektodermalen Wänden, dem Glockenkern begrenzt früher auf, als das Manubrium sich erhebt und bei manchen besitzt die Glockenhöhle schon eine beträchtliche Grösse, ohne dass noch eine Spur des Manubriums zu sehen ist (Dendroclava, Cladonema). Man wird also nicht irre gehen mit der Annahme, dass in demselben Mass, als die Glocke in der Phylogenese sich entwickelte, das Manubrium in der Ontogenese zurückrückte. Dabei trat aber auch die Glocke immer früher in der Ontogenese auf und in Folge dessen auch in immer geringerer Grösse und einfacherer Beschaffenheit. Während sie im Beginn der Phylogenese der Medusen auch in der Ontogenese als kreisrunder Kelch im Umkreis der Basis des Manubriums mit freiem Rande emporwuchs, fand nun derselbe Process gewissermassen in umgekehrtem Sinne statt, indem die Kuppe der Knospe den Glockenrand dadurch bildete, dass sich das Ektoderm hier nach innen einstülpte. Da die Knospe während dieser Einstülpung fortwährend wuchs, musste die Glockenwand nach wie vor zum grossen Theil durch Emporwachsen ihrer Ränder zu Stande kommen. Die Glocke wird jetzt gewissermassen durch ein doppeltes Wachsthum gebildet, sie wächst empor und gräbt sich zugleich im entgegengesetzten Sinn wachsend in die Knospe ein. Bei weiterer Verkürzung der Ontogenese wurde diese Einstülpung zu einer blossen soliden Einwucherung ohne Einstülpungspforte und damit sind wir beim heutigen Glockenkern angelangt, der seine Abstammung von einer Einstülpung des Ektoderms auch heute in einzelnen Fällen noch erkennen lässt. In der Regel allerdings ist davon keine Spur mehr erhalten, aber in Ausnahmsfällen zeigt sich eine feine Spalte in der Achse des sich bildenden Glockenkerns, die bis an die Oberfläche der Knospe reicht. Solche Fälle beschreibt *E. van Beneden* bei der Bildung seines „Organe testiculaire" von Hydractinia.

Die phyletische Entstehung des Glockenkerns beruht somit wesentlich auf zwei Processen: erstens auf dem zeitlichen Zurückrücken der Manubrium-Anlage gegenüber derjenigen der Glocke, und auf der Zusammenziehung der Ontogenese durch immer frühere Anlage der Glocke. Allein das Letztere schon musste die ursprüngliche Glockenbildung durch Emporwachsen einer kreisförmigen Falte in einen Einstülpungsprocess verwandeln, da dadurch der Ursprung jener Falte von den Seitenflächen der Knospe immer mehr in die Kuppe verschoben wurde.

In Holzschnitt 20 habe ich versucht, diesen Vorgang anschaulich zu machen. Die Reihe I stellt drei Stadien aus der Ontogenie der Meduse dar, wie sie etwa in der ältesten Zeit der Medusen-Phylogenese gewesen sein kann; aus der blindsackförmigen Knospe *a* entsteht durch Hervorwachsen des Hypostoms eine Polypenknospe (vergleiche die Abbildung einer Hydranthen-Knospe von Eudendrium, Taf. IV, Fig. 2 u. 5). Diese wird zur Medusenanlage durch Emporwachsen einer Kreisfalte, der Glocke (*Gl*) vom Rande der Mundscheibe. Von der Nebenfrage, wie sich dabei die Tentakel-Anlagen

Fig. 20.

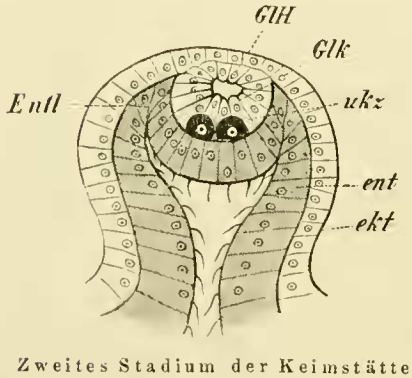


Schema zur phyletischen Entstehung des Glockenkerns.
I Drei Stadien der Ontogenese einer Medusenknospe; ältestes phyletisches Stadium.
II. Ebensolche eines späteren phyletischen Stadiums.
III. Das gleiche ontogenetische Stadium (dem Stadium *b* von I und II entsprechend) von vier sich folgenden phyletischen Stadien.

verhalten haben könnten, habe ich dabei abgesehen und dieselben einfach ausgelassen. In Fig. I *c* ist dann die Glocke der Anlage nach fertig. Die Reihe II stellt das zweite phyletische Stadium in drei Stadien der Ontogenese dar. Der Ausgangspunkt ist dieselbe Knospe *a*, wie in Reihe I; das Stadium *b* zeigt die Glocke etwa in derselben Entwicklung, wie *b* in Reihe I, aber die Hypostom-Anlage fehlt, weil nun die Anlage des Manubriums schon später erfolgt, als die der Glocke. Das Stadium *c* zeigt das emporwachsende Manubrium bei voller und höherer Ausbildung der Glocke, als in Reihe I. Die dritte Reihe stellt das Stadium *b* der Ontogenese in den vier folgenden phyletischen Stadien dar; bei *a* legt sich zwar die Glocke schon in der ganz jungen Knospe an, aber noch auf die ursprüngliche Weise durch Emporwachsen einer Ringfalte, bei *b* haben die Ränder dieser Falte sich mehr der Achse zugebogen und das Wachsthum findet nun zugleich vorwärts und rückwärts ins Innere der Knospe hinein statt, was sich hauptsächlich durch die Concavität der der Mundscheibe homologen Parthie inmitten der Glocken-Duplikatur kund gibt. In Fig. *c* tritt die Anlage der Glocke als Einstülpung des Ektoderms noch mehr hervor, da nun die Einstülpungspforte geschlossen ist und in Fig. *d* hat sich die Einstülpung in eine solide Einwucherung des Ektoderms verwandelt, wie sie heute den Glockenkern der Medusenknospen bildet.

Man sieht, dass diese construirte phyletische Entwicklung des Glockenkerns nicht blos eine einfache Umdrehung der heutigen ontogenetischen Stadien ist. Wenn heute der solide Glockenkern sich spaltet und diese Spalte sich zur Höhle erweitert (Holzschnitt 21), so setzt sie sich nach aussen hin fort, wie es Fig. *c* und *b* von Reihe III darstellen, die Anlage der Glockenhöhle bleibt vielmehr vollständig geschlossen. Offenbar hängt dies mit der Bildung des Velums zusammen, wie sie im speciellen Theil bei Bougainvillia kurz geschildert und auf Taf. XII Fig. 12 und 13 abgebildet wurde.

Fig. 21.



Zweites Stadium der Keimstätte-Verschiebung. Schema einer Medusenknospe oder einer medusoiden Gonophoren-Knospe. *Glk* Glockenkern, *GlH* Anlage der Glockenhöhle, *Entl* primäre Entoderm-Lamelle, *ukz* Urkeimzellen.

Das Velum wächst nicht etwa als eine Ringfalte vom innern Rand der Glocke hervor, sondern es entsteht aus einer kreisförmigen, geschlossenen Doppellage von Ektodermzellen, welche aus den beiden Ektodermschichten hervorgehen, die schon in der jungen Knospe (Holzschnitt 21) die Glockenhöhle (*GlH*) nach aussen bedecken. Diese aber kommen eben grade dadurch zu Stande, dass die Zellenmasse des Glockenkerns nicht mehr durch

eine Einstülpungsöffnung die äussere Zellenlage unterbricht, sondern dass diese sich über ihm geschlossen hat und eine continuirliche Lage bildet; die äussere Ektodermlage und die obere Wand des Glockenkerns liegen nun unmittelbar aufeinander.

Durch diese Ableitung des Glockenkerns aus der phyletischen Entwicklung der Meduse, wird nun auch der oben aufgestellte Satz gerechtfertigt erscheinen, dass überall, wo ein Glockenkern vorkommt auch die medusoide Abstammung sicher sei. Damit ist aber natürlich nicht gesagt, dass nicht eine medusoide Abstammung auch dort noch vorliegen könne, wo kein Glockenkern mehr in der Ontogenese der Knospe auftritt; es liess sich vielmehr in mehreren Fällen die medusoide Abstammung mit aller Sicherheit erschliessen, während der Glockenkern nur noch in undeutlichen Spuren, oder auch gar nicht mehr nachzuweisen, und zugleich jede Spur medusoiden Baues beim ausgebildeten Gonophor verschwunden war (männliche Gonophoren von Campanularia flexuosa). Wenn nun auch in solchen Fällen die medusoide Abstammung theils durch Vergleich mit den Gonophoren des andern Geschlechts derselben Art, oder mit naheverwandten Arten sichergestellt werden konnte, so kommen doch auch solche Arten vor, deren einfache Sporophoren einen Beweis medusoider Abstammung nicht zulassen. Nur bei einer Art aber, Corydendrium parasiticum, konnte daran gedacht werden, diesen mangelnden Beweis auf eine andere Abstammung der Gonophoren zu beziehen, aber auch hier nur mit geringer Sicherheit.

An und für sich ist Nichts gegen die Hypothese einzuwenden, dass sich neben Hydroiden-Arten mit Medusen als Geschlechtsthieren auch solche entwickelt haben sollten, deren Gonaden producirende Hydranthen sich nicht vom Stock loslösten, sondern sich in andrer Weise der Function des Gonaden-Tragens ausschliesslich widmeten. Unter Verlust von Mund und Tentakeln gestalteten sie sich allmälig zu schlauchförmigen Kapseln um, in deren Wand die Gonaden reiften, um dann nach aussen ins Wasser entleert zu werden. Die Brüder *Hertwig* haben diesem Gedanken bereits ganz richtigen Ausdruck gegeben [1]), als sie sagten: „Es ist möglich, dass zuerst die Umbildung zu Medusen stattgefunden hat und dass dann die Sporosacs aus der Medusenform durch Rückbildung, wie viele Forscher annehmen, entstanden sind; es ist aber ebensogut auch denkbar, dass sowohl die Medusen, als auch einzelne Formen der Sporosacs sich selbstständig direkt aus der Hydragrundform entwickelt haben". Auch stimme ich ihnen vollkommen bei, wenn sie eine erfolgreiche Beantwortung dieser Fragen erst dann erwarten, „wenn man auch die feineren Organisationsverhältnisse, die vielfach noch nicht genügend bekannt sind, allseitig mit berücksichtigt".

Dennoch hat auch die Kenntniss des feineren Baues der Sporophoren nur bis zu dem Grade Sicherheit verschafft, dass man die ungeheure Mehrzahl aller heutigen Sporophoren auf medusoiden Ursprung beziehen darf, ohne aber mit voller Bestimmtheit sagen zu können, ob es auch heute noch polypoide Sporophoren gibt.

Dass sie früher einmal bestanden haben, ist wohl sehr wahrscheinlich, wie aus den folgenden Erwägungen hervorgehen wird; ja ich bin der Ansicht nicht abgeneigt, dass sie in einer weit zurückgelegenen Zeit sogar die herrschende Form der Geschlechts-Individuen waren und erst durch die Entstehung der Medusen verdrängt wurden.

Wenn man sich nämlich Rechenschaft zu geben sucht von den Umständen, welche es mit sich brachten, dass bei so zahlreichen Arten, ja bei ganzen Familien (Sertulariden, Plumulariden) die Me-

1) „Organism. d. Medusen" p. 66.

dusenbrut der Vorfahren zu sessilen Gonophoren herabsank, so wird man fast von selbst zu einer solchen Ansicht geführt.

Wie alle phyletischen Umwandlungen — soweit wir dies heute beurtheilen können — aus der Nothwendigkeit, die Art vor dem Untergang zu bewahren, hervorgingen, und wie überall die Concurrenten und Feinde einer Art die wesentlichsten äussern Anlässe zu ihrer Umwandlung sind, so wird man auch auf dem Gebiet der Hydroiden diesen Einfluss als Umwandlungsfactor voranstellen müssen. Die heutigen Polypen-Kolonien jedenfalls sind von zahlreichen Feinden bedroht, und die mannichfaltigen Schutz- und Trutzvorrichtungen, die wir an ihnen kennen, verhindern es nicht, dass nicht fortwährend eine grosse Menge von Individuen der Zerstörung anheimfällt. Wer sich die Mühe nehmen will, bestimmte Ansiedelungen einige Zeit hindurch auf ihr Gedeihen zu verfolgen, wird sich leicht davon überzeugen können. Ein frappantes Beispiel beobachtete ich im Hafen von Marseille. Dort waren im April und Anfang Mai die Mauern an gewissen Stellen mit ganzen Wäldern von Gonothyraea, Campanularia und Obelia überzogen, alle gross und prachtvoll entwickelt mit Tausenden von Hydranthen und Gonangien. Aber schon gegen Ende Mai war kein schönes Exemplar mehr zu finden; Infusorien und Diatomeen überzogen wie ein dicker Schimmel die Stöckchen, viele Hydranthenkelche waren leer, und der schlecht ernährte Stock brachte nur wenig oder gar keine neuen Gonangien mehr hervor. Eine ganze Schaar der verschiedensten Feinde, niedere Crustaceen, Würmer, Nacktschnecken, Pycnogoniden nähren sich von den Polypenstöckchen und führen sie der Vernichtung entgegen.

Dies wird auch in alter Zeit nicht anders gewesen sein. Da keine Lebensmöglichkeit unbenutzt bleibt, da massenhaftes Auftreten bestimmter Thierarten stets auch das Erscheinen neuer, zahlreicherer Feinde hervorruft, die sich dem Erwerb der gebotenen Nahrung anpassen, so darf man mit vollkommener Sicherheit annehmen, dass die Hydroidpolypen der Urzeit, die sich noch durch Gonaden-tragende Hydranthen, wie die heutige Hydra, oder durch polypoide Sporophoren, wie das heutige Corydendrium (?), fortpflanzten, eine Masse kriechender Feinde in steigender Progression hervorriefen. Wie überall Verfolger und Verfolgte sich in Schutz- und Angriffs-Vorrichtungen gegenseitig steigern, so werden auch die Polypenstöckchen nach jeder möglichen Richtung hin sich zu schützen, zu vertheidigen oder sich der Gefahr zu entziehen Anlass gehabt haben. Eines der wirksamsten Mittel der letzten Art musste die Loslösung der die Gonaden tragenden Hydranthen vom Stock und ihre Umwandlung zu schwimmender Lebensweise sein. Die durch übermächtige Feinde in ihrer Existenz bedrohte Kolonie sendete ihre Geschlechtsthiere aus dem Bereich dieser Feinde fort, um ihre Eier an einem minder bedrohten Ort, oder überhaupt nur über eine grössere Fläche auszustreuen. Aus diesen und ähnlichen Motiven mag die Entstehung von Medusen ins Leben getreten sein. Sie kann nicht von einem Punkt allein, sie muss von vielen Punkten zugleich ausgegangen sein, wie der Umstand beweist, dass die systematische Verwandtschaft von Medusen und Polypen sich nicht immer deckt, dass Campanulariden-Stöcke zwar gewöhnlich Medusen der Eucopiden-Familie, zuweilen aber auch solche der Oceaniden-Familie hervorbringen. Sie müssen auch in ungeheuer grosser Formenzahl aufgetreten sein, wie ihr grosser Formenreichthum von heute beweist, während doch Rückbildung der Medusen zu Gonophoren bei so zahlreichen Arten, ja ganzen Familien seither eingetreten ist.

Als nun die Medusenform immer schwimmfähiger wurde und immer massenhafter auftrat, musste der Rückschlag kommen, denn in demselben Masse als die Medusen häufiger wurden, entstanden ihnen nun auch schwimmende Feinde, und von dem Moment an, in welchem diese das Leben einer Art stärker bedrohten, als die früher schon dagewesenen kriechenden Feinde des Polypen-

stockes, musste auch die Tendenz sich geltend machen zur Rückbildung der freien Meduse zum sessilen Gonophor. Thatsache ist, dass die heutigen Medusen zahlreichen Feinden und sonstigen ungünstigen Umständen ausgesetzt sind, die es mit sich bringen, dass nur ein ungemein kleiner Procentsatz ihrer Brut zur vollen Ausbildung gelangt. Ich will nicht den vergeblichen Versuch machen, diese feindlichen Faktoren alle namhaft zu machen, sondern nur daran erinnern, eine wie grosse Zahl von Medusen ein einziges Stöckchen von Obelia in seinen vielen Gonangien liefert. Obelia geniculata Linné enthält nach der von *Allman* gegebenen Zeichnung [1]) etwa 50 Medusenknospen gleichzeitig in einem Gonangium. Da immer noch neue Knospen unten am Blastostyl hervorknospen, wenn oben schon Medusen sich loslösen, so wird die Annahme, dass ein Gonangium im Durchschnitt während seiner ganzen Lebensdauer 50 Medusen hervorbringe, nicht zu hoch gegriffen sein. Nun trägt die grössere Varietät dieser Art nicht nur Gonangien in den Achseln der Hydranthenstiele, sondern auch auf dem kriechenden Ausläufer, von welchem die Aeste sich in Menge erheben, und die Gesammtzahl der Gonangien, welche eine Kolonie hervorbringt, kann gewiss mehrere Hunderte betragen. Nehmen wir auch nur 200 an für die ganze Dauer der Fortpflanzungszeit, so würde doch ein Stöckchen bis 10,000 Medusen liefern, und wenn wir weiter die Hälfte derselben als weibliche, und in den vier Ovarien derselben $4 \cdot 32 = 128$ Eier annehmen, so würde die Gesammtzahl der von einem Stöckchen gelieferten Eier $128 \cdot 5000 = 640{,}000$ betragen. Da nun die Zahl der Obelia-Stöckchen eines bestimmten Gebietes sich in grösseren Zeiträumen nahezu gleich bleiben wird, und da aus einem Ei wieder ein ganzes Stöckchen hervorgeht, so ist also die Decimirung der Medusenbrut und der von ihr hervorgebrachten Keime eine sehr beträchtliche. Man wird etwa einwerfen können, dass auch bei den Planula-Larven festsitzender Gonophoren die Vernichtung eine sehr bedeutende sein muss, und dies ist ja auch unzweifelhaft richtig. Allein man wird doch zugeben, dass die Gefahr der Vernichtung durch schwimmende Feinde oder durch mit dem Schwimmen zusammenhängende Einflüsse um so grösser ist, je länger die Zeit der schwimmenden Lebensweise dauert. Da nun die jungen Medusen immer erst einige Zeit des freien Lebens durchmachen, sich Nahrung erwerben müssen, ehe sie reife Geschlechtsprodukte absetzen können, so ist ihre Nachkommenschaft in jedem Fall um so viel länger den Gefahren der schwimmenden Lebensweise ausgesetzt, als die Zeit von ihrer Loslösung bis zum vollständigen Absatz ihrer Brut beträgt. Damit stimmt es vollkommen, dass die Zahl der Eier, welche in sessilen Gonophoren erzeugt werden, thatsächlich nie die Höhe erreicht, welche die Medusenproduktion erlaubt. Die der Gattung Obelia am nächsten stehenden Campanularien produciren meistens schon weniger Gonophoren in ihren Gonangien als jene Medusen, während aber jede Meduse 100 oder mehr Eier hervorbringt, enthalten die Gonophoren nur wenige Eier, bei Gonothyraea drei, bei Campanularia flexuosa sogar nur eines.

Es darf also wohl als erwiesen angenommen werden, dass die heutigen Medusen zahlreiche Feinde besitzen. Zur Zeit als ihnen dieselben zuerst in überwältigender Zahl erwachsen waren, werden die verschiednen Arten von Hydroiden in verschiedner Weise der drohenden Ausrottung sich zu entwinden gesucht haben, viele vielleicht durch Steigerung ihrer Fruchtbarkeit im Medusenzustand, andre aber durch Abkürzung der Periode schwimmender Lebensweise. Für Letzteres haben wir den Beleg in den zahlreichen Arten mit rückgebildeten Medusen (medusoiden Gonophoren) in Händen und stehen also hier nicht mehr auf hypothetischem Boden. Ob der eine oder der andere Weg eingeschlagen wurde, das wird im gegebenen Fall wesentlich davon abgehangen haben, ob für

1) „Tubul. Hydroids" p. 48.

die betreffende Art die Gefahr der Vernichtung grösser als für die festsitzende Form des Polypenstocks oder für die schwimmende Form der Meduse und Planula war, oder — was dasselbe ist — ob diese Gefahr sich leichter bei der einen oder der andern Form der Existenz durch irgend welche Mittel überwinden liess.

Aus den nachgewiesenen Verschiebungen der Keimstätte können wir heute noch deutlich erkennen, welcher Weg im letzteren Fall eingeschlagen wurde, und welche Motive dazu den Anstoss gaben. Die früheren Medusenknospen wurden nun nicht ohne Weiteres sessil, sondern der erste Schritt in einer Abkürzung der Periode schwimmender Existenz bestand in einer Beschleunigung der Geschlechtsreife der Medusen. Wir kennen heute noch eine grosse Zahl von Medusen, deren Gonaden erst während des freien Lebens angelegt werden, aber wir kennen auch andere, bei welchen sie schon in der Knospe entstehen. Je früher aber die Geschlechtszellen angelegt werden, um so früher auch müssen sie unter sonst gleichen Umständen zur Reife gelangen. So finden wir denn heute bei vielen Arten von Medusen einen sehr frühen Eintritt der Geschlechtsreife (Eucopiden, Aequoriden), und bei manchen scheint heute noch eine Verschiebung der Reifezeit im Gange befindlich zu sein, wenn man aus den grossen individuellen Schwankungen, welche vorkommen, diesen Schluss ziehen darf. Es wurde im vorigen Abschnitt gezeigt, wie die Verschiebung der Keimstätte zuerst nur eine zeitliche war, nachher aber eine örtliche wurde, indem die Keimzellen nun nicht mehr im Ektoderm des Manubriums, sondern zuerst im Glockenkern, dann in der Seitenwand der ganz jungen Knospe sich differenzirten. Dass auch letztere Keimstätte noch mit der Beibehaltung der vollen Medusenform und der Ablösung zu freiem Leben derselben verträglich ist, zeigen die weiblichen Medusen von Podocoryne. Ich will auch nicht behaupten, dass eine fernere Verschiebung der Keimstätte nicht auch noch unter Umständen damit verträglich wäre, denn Wer möchte sich vermessen, die complicirten Beziehungen des Wachsthums so genau abzuschätzen, um aus gegebenen Prämissen einen sicheren Schluss auf das Endresultat, den Reifungs-Zeitpunkt und die dann erreichte Gestalt der Geschlechtsknospe zu ziehen? Aber soviel darf man sagen, dass bei immer weiter in centripetaler Richtung fortschreitender Verschiebung der Keimstätte schliesslich ein Moment eintreten musste, in welchem die Geschlechtsprodukte früher reiften, als die Meduse zur Lösung reif war, in welchem folglich die Geschlechtsknospe schon vor der Lösung das die schwellenden Gonaden einschliessende Manubrium in stärkerer Weise entwickelt haben musste als die übrigen Theile, als besonders die Glocke und deren Anhänge. Da nun zugleich auch die volle Ausbildung der Medusenform nicht mehr nöthig war, da die Geschlechtsprodukte sich vor der Loslösung entleerten, so traten jene Rück- und Umbildungen des Medusenbaues ein, wie wir sie in den Gonophoren so zahlreicher Arten in den verschiedensten Stufen und Schattirungen heute vor uns sehen.

Nach diesen Erwägungen kann es nicht Wunder nehmen, dass zwar recht zahlreiche Arten ihre Medusenknospen zu sessilen Gonophoren zurückbildeten, aber doch bei Weitem nicht alle, dass vielmehr heute noch eine überaus grosse Anzahl von freien Medusen existirt, darunter nicht wenige, welche den Generationswechsel aufgegeben und sich in allen Stadien ihres Lebens der schwimmenden Lebensweise angepasst haben. Es lässt sich aber auch andrerseits verstehen, dass wir heute nur noch ganz wenige Arten mit Gonaden-tragenden Hydranthen (Hydra) oder mit polypoiden Gonophoren (Corydendrium?) vorfinden, denn zu der Zeit, als zuerst Medusenbildung eintrat, musste dieselbe nicht nur für die eine oder die andre Art, sondern für die meisten Arten ein Vortheil sein; die meisten der damals lebenden Arten werden sich somit vor der Alternative befunden haben, entweder auch ihre Geschlechtsthiere zu Medusen umzubilden oder unterzugehen. Als dann später auch die Medusen

einen schärferen Kampf um ihre Existenz zu führen hatten und deshalb der Besitz sessiler Geschlechtskapseln wieder begehrenswerther wurde, waren die alten Arten mit polypoiden Gonophoren meistens längst ausgestorben und die Vortheile sitzender Geschlechtskapseln konnten nur durch Rückbildung von Medusenbrut erlangt werden. So ist es vielleicht zu verstehen, dass wir heute fast nur solche sessile Gonophoren vor uns sehen, die von Medusen abstammen, während doch der weit einfachere Weg, zu sitzenden Geschlechtskapseln zu gelangen, derjenige der Umwandlung von Hydranthen zu blossen Gonaden-Trägern gewesen wäre, und sich auch an und für sich kein Hinderniss absehen lässt, welches einer Arbeitstheilung in diesem Sinn entgegengestanden haben könnte. Sehen wir doch in den Blastostylen so vieler Arten deutliche Zeichen, dass auch ohne Ablösung des Hydranthen vom Stock sehr wohl eine Umbildung desselben zur blossen Förderung der Fortpflanzungszwecke eintreten konnte. So gut ein Hydranth zum blossen Gonophoren-Träger herabsinken und dabei Mund und Arme verlieren konnte, musste es auch möglich sein, dass er zum blossen mund- und armlosen Gonaden-Träger wurde. Ja wir haben sogar an Sertularella einen sehr interessanten Beleg dafür, dass dies wirklich vorkommt. Wie im speciellen Theil dargelegt wurde, reifen hier die Gonaden in der Wand des Blastostyls selbst und Gonophoren werden nicht mehr gebildet. So ist hier auf dem weiten Umweg der Medusenbildung, dann der Umwandlung der Medusen in Gonophoren, und schliesslich der gänzlichen Rückbildung dieser Gonophoren zu einfachen Geschlechtsorganen der Zustand erreicht worden, welchen wir eben als auf direktem Wege erreichbar hinstellten. Grade das Verhalten von Sertularella scheint mir die Ansicht bedeutend zu stützen, dass zur Zeit, als von Neuem sessile Geschlechtskapseln vortheilhaft wurden, die alten Arten mit polypoiden Gonophoren grösstentheils ausgestorben waren. Die Tendenz zur Bildung oder Beibehaltung sessiler Gonophoren konnte sich nur bei den damals vorhandnen Arten geltend machen, und diese waren eben in der Mehrzahl solche mit Medusenbrut.

Diese Erwägungen machen natürlich nicht den Anspruch die Motive erschöpft zu haben, aus welchen einerseits die Medusenbildung, andrerseits ihre Rückbildung zu Gonophoren hervorging; auch die Masse der zu producirenden Geschlechtsstoffe, die Ernährungsbedingungen im sitzenden und schwimmenden Zustand, die Gunst oder Ungunst der Ortsverhältnisse, der Küsten, der Meeresströmungen u. s. w. werden dabei mitgespielt haben, aber einestheils sind diese Momente unberechenbar, anderntheils auch insofern weniger massgebend denn die in den Vordergrund gestellte Vernichtung durch Feinde, als sie mehr vereinzelt und lokalisirt einwirken, und nicht im Stande sind Massenwirkungen hervorzubringen, und die Arten einer ganzen Epoche in ihrer Entwicklungsrichtung mehr oder minder zu bestimmen.

Es bleibt noch übrig, einen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse bei Siphonophoren zu werfen.

Der Bau der Gonophoren, die Entwicklung derselben mittelst eines Glockenkerns, wie sie für alle untersuchte Formen von Siphonophoren nachgewiesen werden konnte, lassen keinen Zweifel, dass auch sie als rückgebildete Medusen aufzufassen sind. Wir werden uns also vorstellen dürfen, dass die Stammformen der heutigen Siphonophoren als Geschlechtsträger frei schwimmende, vom Stocke sich lösende Medusen hervorbrachten, wie dies die Gattungen Velella und Porpita, vielleicht auch Physalia noch heute thun. Die Motive der Rückbildung mögen wohl im Einzelnen etwas andere gewesen sein als bei den festsitzenden Hydroidstöcken.

Auch dafür, dass die Rückbildung der Medusen mit einer Rückverschiebung der Keimstätte verbunden war, haben wir die Belege in der Hand, man wird also im Allgemeinen sagen dürfen, dass

die Motive der Rückbildung auch hier in einer Tendenz zur Beschleunigung der Geschlechtsreife zu suchen sind. Diese aber wird auch hier wiederum ihren Grund in dem Umstand haben, dass eine Abkürzung des freien Lebens der Geschlechtsthiere vortheilhaft wurde. Dies scheint zwar auf den ersten Blick ungereimt, insofern ja die Stöcke selbst auch schwimmen, also denselben schädlichen Einflüssen, denselben Feinden ausgesetzt sind, wie die von ihnen abgelösten Medusen, man darf aber nicht vergessen, dass die Siphonophorenstöcke mit furchtbaren Waffen ausgerüstet sind, mit einer Fülle von Nesselkapseln und Nesselbatterien, wie sie kaum irgendwo noch bei den Coelenteraten in so hohem Grade zur Entfaltung gelangt sind. Die Geschlechtsthiere werden sich also unzweifelhaft unter dem Schutz der Kolonie sicherer befinden, als losgelöst von ihr. Ich halte es nicht für undenkbar, dass dasselbe Motiv auch in andern, stark bewehrten Gruppen die Rückbildung der Geschlechtsthiere beeinflusst hat, so vielleicht bei den Plumulariden, deren Nematophoren immerhin eine mächtige Waffe sind. Sobald aber überhaupt einmal die Tendenz vorhanden war zur Abkürzung des freien Lebens, so war die Um- und Rückbildung nur eine Consequenz davon, denn nun galt es, in der kurzen Zeit des Reifelebens, wenn auch nicht die ganze Menge von Keimen zu produciren, deren Hervorbringung sich früher auf eine längere Lebensdauer vertheilt hatte, so doch einen möglichst grossen Theil derselben. So wurde das Manubrium der Meduse gleichzeitig mit einer Masse von Keimstoff belastet und schon allein dadurch wurde — wie bei den Hydroiden — die Umbildung der Medusen zu Gonophoren eingeleitet. Man könnte auf den Gedanken kommen, die Rückbildung sei wesentlich durch das Bedürfniss reichlicherer Produktion von Keimzellen hervorgerufen worden, und wenn man die kleinen Medusen von Velella mit den mächtig von Gonaden geschwellten Gonophoren von Hippopodius oder Galeolaria vergleicht, so scheint diese Ansicht plausibel; ich halte sie indessen nicht für richtig, denn unter sonst gleichen Umständen, d. h. also bei gleichem Aufwand von Seiten des Mutterstockes wird stets die sich selbst ernährende, längere Zeit lebende Meduse eine grössere Keim-Masse produciren als das nur einmal sich füllende und entleerende Gonophor. Uebrigens bin ich grade bei den Siphonophoren noch weiter entfernt von dem Glauben, die Motive der Medusen-Rückbildung erschöpft zu haben als bei den Medusen der Hydroidpolypen-Stöckchen. Es könnte z. B. hier die leichtere Herbeischaffung der Nahrung durch die bei vielen Arten so zahlreichen Nährpolypen eine Rolle gespielt haben, — genug, dass es jedenfalls an Motiven der Rückbildung nicht fehlte.

C. Die Wanderungen der Keimzellen.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde nachzuweisen versucht, dass die scheinbar so regellose und willkürliche Lage der Keimstätte bei den Hydromedusen auf einer phyletischen Verschiebung der Keimstätte beruhe. Es bot sich auch als Motiv dieser Verschiebungen die Tendenz zu einer Beschleunigung der Keimreife wie von selbst dar, und es liess sich so verstehen, dass die Keimstätte vom Ektoderm des Manubriums, welches sie bei den Medusen einnimmt, zuerst in den Glockenkern (Pennaria, Tubularia), dann in die Seitenwand der jungen Gonophor-Knospe, später in das Blastostyl oder den Hydranthen zurückrückte, oder noch weiter zurück in das eigentliche Coenosare des Stockes (Eudendrium). Auch der Umstand, dass diese Verschiebungen nur theilweise sich innerhalb des ursprünglichen keimbildenden Blattes, des Ektoderms hielten, zum weit grösseren Theil aber mit einem Wechsel des Keimblattes verbunden waren, liess sich verstehen.

Gegenüber dieser ausgiebigen und leichten Verschiebbarkeit der Keimstätte muss die ausserordentliche Stabilität der Reifungsstätte auffallen. Bei allen Anthomedusen (Oceaniden *Gegenbaur*'s) liegen die Gonaden im Ektoderm des Manubriums, wo auch ihre Keimstätte liegt, und sie

verharren dort auch bei den wenigen Arten (weibliche Podocoryne), deren Keimstätte ins Entoderm verschoben ist. Ebenso verhält es sich bei allen Arten mit sessilen Gonophoren, soweit diese noch eine Spur von medusoidem Bau beibehalten haben, und selbst bei Arten, deren einfache Sporophoren in Nichts mehr an die Medusen-Abstammung erinnern, lagern sich die im Entoderm differenzirten Keimzellen, sobald sie ins Gonophor eingetreten sind, in das Ektoderm.

Der Grund dieser Erscheinung kann nicht etwa darin liegen, dass die Reifungsstätte nicht verschiebbar wäre; einmal gibt es überhaupt keine absolute Stabilität irgend eines thierischen Theiles, und dann ist bei vielen Medusen, wie oben schon gezeigt wurde, die Reifungsstätte thatsächlich vom Manubrium in die Glockenwand verschoben worden; so bei Eucopiden und Aequoriden. Warum aber wird bei allen rückgebildeten Medusen, den Gonophoren, die ursprüngliche Lage der Gonaden im Ektoderm des Manubriums mit so grosser Zähigkeit festgehalten? Offenbar fällt diese Frage nicht zusammen mit derjenigen nach den Ursachen der Rückwanderung der Keimzellen ins Manubrium, denn wenn auch diese zunächst auf phyletischer Reminiscenz beruht, so braucht doch nicht jede phyletische Reminiscenz festgehalten zu werden.

Fragt man zunächst, wohin etwa eine Verschiebung hätte eintreten können, so gibt es innerhalb des Gonophors selbst überhaupt nur zwei Orte, wo die Gonaden sonst noch unterzubringen gewesen wären. Der erste davon ist die Glockenwand; die Gonaden hätten dieselbe Lage anstreben können, die sie heute bei den Eucopiden oder Aequoriden einnehmen.

Für freilebende Medusen musste es gewiss ein Vortheil sein, wenn das Manubrium von der Last der Gonaden befreit und dadurch um ein Bedeutendes beweglicher gemacht wurde, denn ihre Ernährung beruht auf der Beweglichkeit dieses Theils. Schon bei der niedersten Ordnung der Medusen, den Anthomedusen (Oceaniden), erkennen wir bei vielen Formen das Bestreben, diesen für den Fang und die Erfassung der Beute bestimmten Theil möglichst von der Gonaden-Last unabhängig zu machen. Nur bei wenigen Gattungen nehmen die Gonaden die ganze Länge des Manubriums ein, so dass dasselbe zu einem dicken unförmlichen Klöppel anschwillt (Amalthea, Steenstrupia); häufiger beschränken sie sich auf vier Längswülste am proximalen Theil des Manubriums, und die geringe Beweglichkeit dieses Theils wird durch grosse und dehnbare Mundarme ausgeglichen (Tiariden, Margeliden, Cladonemiden), oder das Manubrium verlängert sich bedeutend bis auf das Doppelte und Dreifache der Glockenhöhe, und die Vertheilung der Gonaden auf mehrere Abschnitte dieses schlangenartig beweglichen Organs verhindert eine ungünstige Wirkung der starken Belastung (Dipurena). Besonders deutlich tritt das Bestreben der Entlastung des Manubriums bei Octorchis hervor, bei welcher, wie oben erwähnt, die vier ursprünglichen Gonaden-Streifen der Quere nach getheilt und weit auseinander gerückt sind, so dass nur vier davon am langgestreckten Manubrium bleiben, die andern vier aber in die Glocke hinausgeschoben sind. Hier haben wir also gewissermassen ein fixirtes Uebergangs-Stadium von der primären Lagerstätte am Manubrium zu der sekundären an der Glockenwand, und es scheint in dieser Letzteren doch ein bedeutender Vortheil zu liegen, da sie — einmal erreicht — nicht leicht wieder aufgegeben wird; alle Leptomedusen (Eucopiden, Aequoriden), die Mehrzahl der Trachomedusen (Petasiden und Geryoniden) besitzen sie in ausgesprochner Weise.

Welches sollte aber der Vortheil sein, den ein sessiles, sich nicht selbst ernährendes Gonophor aus einer derartigen Lage der Gonaden ziehen könnte? Das Gleichgewicht der Theile kommt hier nicht, wie bei einem selbstständig schwimmenden Thier in Betracht und für das mundlose Manubrium bringt es keinerlei Nachtheil, mit Gonaden belastet zu sein. Eher könnte man dies für

eine Einlagerung der Glockenwand behaupten, da sie dort nur auf die Ernährung durch die feinen Radiärgefässe angewiesen sein würden, während ihnen die geräumige Leibeshöhle des Manubriums weit reichlicher die Nahrung zuführt; jedenfalls hätten erst besondere Einrichtungen (Erweiterung der Radiärkanäle u. s. w.) getroffen werden müssen, um an der Glockenwand dieselbe Menge von Sexualsubstanz zur Reife zu bringen, wie sie jetzt am Manubrium die Reife erreicht. Es lag aber offenbar kein Grund zu einer solchen Veränderung vor.

Der zweite Platz, an den die Gonaden innerhalb des Gonophors verschoben werden könnten, wäre das Entoderm des Manubriums. Als Motiv dieser Verschiebung liesse sich freilich wieder nur die oben schon bestrittene Ansicht ins Feld führen, die Ernährung müsse im Entoderm doch noch leichter und energischer vor sich gehen als im Ektoderm. Dieser Gedanke ist auch bereits von *Kleinenberg* [1]) geltend gemacht, und zur Erklärung der Wanderungen der Eizellen von Eudendrium herangezogen worden. Etwas Richtiges liegt auch darin, indem gewiss nur vom Entoderm die ernährenden Säfte ausgehen, allein man muss — so scheint es mir — direkte und indirekte Ernährung unterscheiden; die erste besteht in der Assimilirung der festen oder flüssigen Nahrungstheile, d. h. in der mit Verdauung verbundenen Ernährung, die zweite in der Aufnahme bereits verdauter Stoffe in gelöster Form. Die erste kann nur im Entoderm geschehen, weil die unverdauten Nahrungsstoffe eben niemals die Stützlamelle durchsetzen, die zweite aber kann überall erfolgen, wohin die von den Entodermzellen verdauten Stoffe in gelöstem Zustande hindringen können. Meine Ansicht geht nun dahin, dass alle Keimzellen, seien sie noch einzeln zerstreut im Gewebe, oder schon zu Gonaden vereinigt, sich nur nach dem zweiten, nicht nach dem ersten Modus ernähren. Ich konnte niemals sehen, dass etwa eine Eizelle, auch wenn sie im Entoderm lag, jene charakteristischen Pigmentballen und Körnchen enthalten hätte, wie sie sich in verdauenden Epithelzellen des Entoderms finden, ihr Protoplasma war vielmehr stets ein durchaus homogenes, ohne alle Einschlüsse, und feine Körnchen traten erst auf, wenn es zur Dotterbildung kam; solche aber sind sekundärer Natur, nicht von aussen eingedrungen, sondern erst innerhalb der Eizelle gebildet.

Sobald nun die Sexualzellen nicht selbst verdauen, sondern nur durch bereits verdaute und in Lösung befindliche Stoffe sich ernähren, dann ist es für sie gleichgültig, ob sie innerhalb oder ausserhalb der Stützlamelle liegen, vorausgesetzt, dass die Stützlamelle vollkommen durchgängig für ernährende Lösung (Chylus) ist, und dass sie mit derselben Flächenausdehnung von Entodermzellen in mittelbarem Contact stehen. Dass Ersteres der Fall ist, beweist die normale Ernährung des gesammten Ektoderms, beweisen vor Allem die zahlreichen Fälle, in welchen die einzelnen Keimzellen oder die ganzen Gonaden im Ektoderm liegen; nicht nur bei vielen Medusen, sondern auch bei Cordylophora und Heterocordyle verharren die Keimzellen von ihrer Entstehung an bis zu ihrer Reife im Ektoderm, ohne irgendwie schlechter ernährt zu werden, als bei Arten mit entodermaler Lagerung. Dass aber Letzteres, d. h. der ausgedehnte Contact mit Entodermzellen sich bei ektodermaler Lagerung ebenso leicht erreichen lässt, als bei entodermaler, beweist eine Vergleichung der weiblichen Gonophoren von Corydendrium mit entodermaler und von Hippopodius mit ektodermaler Lagerstätte der Gonaden, bei welchen Beiden Entodermfollikel die einzelnen Eizellen umschliessen, und der ganze Unterschied nur auf dem Zwischenschieben der unendlich dünnen Stützlamelle bei Hippopodius beruht. Damit soll nicht etwa gesagt sein, dass sich stets und überall die gleiche Contactfläche mit dem Entoderm bei ektodermaler, wie bei entodermaler Lagerstätte der

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, p. 326.

Gonaden erreichen lassen müsste. Dies ist wohl nicht überall der Fall, obwohl es bei den relativ einfachen Bauverhältnissen der Hydroiden und Siphonophoren im Allgemeinen als leicht erreichbar erscheinen muss. Man könnte sich deshalb eher darüber wundern, dass die Lage der Gonaden im Ektoderm wirklich zuweilen (Pachycordyle) mit der im Entoderm vertauscht wurde, als darüber, dass dies nicht bei allen übrigen medusoiden Gonophoren ebenfalls geschah. Bei Pachycordyle hängt die Umlagerung vielleicht mit dem Zustandekommen der starken Verzweigung des Spadix zusammen, obgleich eine solche auch mit ektodermaler Lage der Gonaden verträglich ist (Cordylophora). Jedenfalls wird man sagen dürfen, dass im Allgemeinen ein sichtbarer Vortheil einer Verlegung der Reifungsstätte ins Entoderm des Manubriums nicht vorliegt.

Eine Verschiebung der Reifungsstätte aus dem Gonophor hinaus kann aber nur ganz ausnahmsweise erwartet werden, weil damit nothwendig eine Herabsetzung der Fruchtbarkeit verbunden sein müsste, eine solche aber nur in ganz besondern Fällen angestrebt werden kann. Es liegt auf der Hand, dass die Fläche eines Blastostyls niemals soviel Gonaden-Masse zur Reife bringen kann, als die Fläche der zahlreichen Gonophoren, welche von ihm ihren Ursprung nehmen. Es kommt nun allerdings vor, dass die Zahl der Gonophoren herabsinkt und schliesslich nur noch ein einziges am Blastostyl erzeugt wird. So verhält es sich bei Aglaophenia, so bei Opercularella und bei letzterer Art konnte gezeigt werden, dass diese Einrichtung nicht erst während der Rückbildung der Medusen zu Gonophoren erfolgt ist, sondern aus älterer Zeit stammt, von den Medusen tragenden Vorfahren der Opercularella, welche ebenfalls nur eine einzige Meduse an ihrem Blastostyl hervorbrachten. Es konnte auch weiter noch festgestellt werden, dass die durch die Rückbildung zu sessilen Gonophoren nöthig werdende zeitliche Concentrirung der Fruchtbarkeit nicht wieder durch eine Vermehrung der Gonophoren-Zahl des Gonangiums, sondern durch Vergrösserung der Gonophoren und durch Vermehrung der Gonangienzahl des Stockes erreicht wurde.

Sobald nun, aus welch immer für einer Ursache, die Zahl der Gonophoren eines Blastostyls auf eins herabgesunken ist, so liegt die Möglichkeit einer Verschiebung der Reifungsstätte aus dem Gonophor in die Wand des Blastostyls vor, denn nun bietet vielleicht die Letztere eine eben so grosse Fläche zur Einlagerung der Gonaden dar, als das Gonophor. Dann kann das Letztere ganz ausfallen, und so finden wir es in der That bei der einzigen Gattung Sertularella ausgeführt.

Eine Verschiebung der Reifungsstätte noch weiter zurück ist weder beobachtet, noch ist sie überhaupt zu erwarten, da sie nothwendig mit einer noch viel bedeutenderen Beschränkung der Fruchtbarkeit des ganzen Stockes verbunden sein müsste. Sollten die Eizellen z. B. im Stamm oder den Aesten einer Campanularide reifen, anstatt in besondern Geschlechtsindividuen, so würde ein einziges reifes Ovarium eine Stammstrecke ausfüllen, an der jetzt zahlreiche Gonangien mit noch viel zahlreicheren Gonophoren und Ovarien reifen. Indessen lässt sich niemals im Voraus sagen, ob nicht eine gewisse, an und für sich unvortheilhafte Einrichtung unter ganz besondern Bedingungen dennoch einmal relativ vortheilhaft war und demnach auch ins Leben trat.

Ich sagte eben, dass eine Lagerung der Gonaden ins Entoderm des Manubriums keine Vortheile geboten haben würde und möchte jetzt hinzufügen, dass auch die ektodermale Lage der Gonaden in sessilen Gonophoren mir keinen Vorzug vor der entodermalen voraus zu haben scheint. Nicht so bei Medusen; bei diesen muss wohl die Lagerung im Ektoderm vor Allem schon den wesentlichen Vortheil bieten, den Act des Schlingens und Verdauens weniger zu hindern, als dies eine Lagerung im Entoderm nothwendig thun müsste. Bei dem sessilen Gonophor kommt dies nicht in Betracht, so

dass man sagen kann, die Lage der Gonaden, ob im Ektoderm oder im Entoderm sei hier an und für sich ziemlich gleichgültig.

Dieser Schluss ist aber nicht ohne Bedeutung, denn er schliesst für die oben festgestellte grosse Stabilität der Reifungsstätte jede Nützlichkeitserklärung aus und lässt nur die eine Erklärung der Beibehaltung einer altererbten Einrichtung, der fortgesetzten Benutzung einer einmal dazu hergerichteten Gewebsschicht zu. Also nicht, weil die Lage im Ektoderm an und für sich besser wäre, als die im Entoderm, sondern weil sie von den Medusen her überkommen war, und weil kein Grund zu ihrer Abänderung vorlag, wurde sie beibehalten. Dadurch erscheinen also die Wanderungen der Keimzellen von der Keimstätte zur Reifungsstätte in dem interessanten Licht reiner phyletischer Reminiscenzen.

Es gibt zwei Arten der Wanderung von Zellen, welche beide auf die Verschiebung der Keimstätte zu beziehen, resp. von ihr abzuleiten sind: die Wanderung der Urkeimzellen nach der Keimstätte, d. h. dem Differenzirungsort, und die Wanderung der bereits differenzirten Keimzellen von ihrer Keimstätte nach der Reifungsstätte.

Beide fehlen noch, solange Keimstätte und Reifungsstätte zusammenfallen. Auch die ersten Grade der Verschiebung der Keimstätte bedingen noch keine Wanderung im eigentlichen Sinn, so die Verlegung der Keimstätte aus dem Ektoderm des Manubriums in den Glockenkern. Die in Letzterem sich bildenden Keimzellen brauchen nicht nach der Reifungsstätte hin zu wandern, sie werden vielmehr von selbst durch die Entwicklung der Knospe zum Gonophor en bloc dorthin befördert. Eine förmliche, aktive Wanderung der einzelnen Zellen tritt zuerst da auf, wo die Keimstätte aus dem Ektoderm ins Entoderm verlegt wird. Während die bisherige Verschiebung einfach darin bestand, dass eine frühere Generation der Ektodermzellen sich zu Keimzellen differenzirte, muss jetzt noch ein Uebertritt dieser Ur-Keimzellen ins Entoderm stattfinden, also eine Wanderung der Ur-Keimzellen an die Keimstätte. Die Zellen durchbohren die Stützlamelle, lagern sich auf die entodermale Fläche derselben und gehen nun dort erst den weiteren Vermehrungs- und Differenzirungs-Process ein.

Es wäre müssig, im Einzelnen ausdenken zu wollen, wie dieser Process zuerst aufgekommen, und wie er sich zuletzt zu einer festen Einrichtung consolidirt hat; es genüge der Hinweis darauf, dass die Zellen der Hydroiden im Allgemeinen beweglich, die Stützlamelle durchgängig ist, sowie dass bei Pachycordyle sich Ektodermzellen zuweilen in die dicke Stützlamelle tief einbohren.

Die zweite Art der Wanderung von Keimzellen geht von der Keimstätte nach der Reifungsstätte; sie ist die bedeutend ausgiebigere, und zugleich auch diejenige, die sich nicht blos erschliessen, sondern in allen ihren Stadien feststellen, ja theilweise sogar direkt beobachten lässt. Die Entfernungen, welche durchmessen werden, sind sehr verschieden und wachsen im Ganzen mit dem Rückbildungsgrad der Gonophoren. Die geringste Distanz geht vom Entoderm der Gonophoren-Knospe in den Glockenkern (weibliche Podocoryne) und diese scheint mir deshalb einen ganz besonderen theoretischen Werth zu besitzen, weil wir hier mit Bestimmtheit sagen können, dass eine ganz bestimmte Marschroute von den wandernden Zellen eingehalten wird, dass alle Eizellen einer Medusenknospe von demselben Ort herkommen und nach demselben Punkt hinwandern, dass keine von ihnen zurückbleibt oder einen andern Weg einschlägt, sondern alle schliesslich im Ektoderm des Manubriums ankommen.

Wenn die Keimstätte sich schon weiter von der Reifungsstätte entfernt hat, wenn sie z. B. im Entoderm des Blastostyls liegt, ist die Controle darüber, in wie weit der Weg, den die einzelne Zelle

zurücklegt ein genau vorgeschriebener ist schon weniger sicher. Bei Hydractinia kann man nur sagen, dass alle Keimzellen, weibliche oder männliche, welche in ein Gonophor einwandern, zunächst innerhalb des Entoderms bleiben, bis in die Entodermkuppe vordringen, dort die Stützlamelle durchbohren und sich nun in das innere Blatt des Glockenkerns einlagern; ob aber auch hier bestimmte Keimzellen von vornherein auch nur in bestimmte Gonophoren einwandern, lässt sich nicht ausmachen, wenn es auch nicht so undenkbar ist, als es vielleicht auf den ersten Blick scheint. In soweit ist es jedenfalls der Fall, als die Keimzone sich mit dem Wachsthum nach oben verschiebt, so dass also im Allgemeinen die unteren, früher entstandenen Keimzellen in die unteren Gonophoren einrücken müssen, die später auftretenden oberen in die ebenfalls später sich bildenden oberen Gonophoren.

Gehen wir noch einen Schritt weiter zu den Arten, deren Keimstätte aus dem Blastostyl in das Individuum gerückt ist, welches das Blastostyl hervorbringt, sei es nun Hydranthenstiel oder Ast- oder Stammglied, also zu den Verhältnissen, wie sie besonders bei den Campanulariden, Sertulariden und Plumulariden vorliegen, so lässt sich auch hier noch in manchen Fällen nachweisen, dass die Keimzellen einer bestimmten Keimzone auch einem bestimmten Gonangium zuwandern. Bis zum Blastostyl also ist auch hier die Marschroute der einzelnen Keimzelle vorgezeichnet, und da die Gonophoren in bestimmter Ordnung vom Blastostyl entspringen, so wird man auch hier behaupten dürfen, dass die zuerst eingewanderten Keimzellen für das erste Gonophor bestimmt sind, die später eingewanderten für die später entstehenden, und weiter, da auch in der Keimzone die Zellen nicht gleichzeitig sich differenziren, sondern successive von unten nach oben vorschreitend, — dass die untern Theile der Keimzone ihre Produkte den ersten, die oberen den später entstehenden Gonophoren zusenden.

So bestimmt abgegrenzt treten aber die Keimzonen der Gonangien nur da auf, wo ihre Zahl klein ist; wo dagegen viele Gonangien dicht aufeinander folgen, da drängen sich auch die ihnen entsprechenden Special-Keimzonen dicht aufeinander, und vermischen sich — wenigstens für unser Auge — miteinander. Die beiden im speciellen Theil behandelten Halecium-Arten illustriren dies sehr hübsch; bei Hal. tenellum mit vereinzelt stehenden, weit voneinander entfernten Gonangien sind auch die Special-Keimzonen weit getrennt voneinander, bei Halecium halecinum dagegen mit dichtgedrängt stehenden Gonangien ist das Coenosarc der betreffenden Zweige dicht erfüllt mit Keimzellen, so dass sich Special-Keimzonen nicht unterscheiden lassen. Dennoch wird man annehmen müssen, dass auch hier ein bestimmter Bezirk der Gesammt-Keimzone eines Astes seine Produkte auch wieder einem bestimmten Gonangium zusendet, und dies um so mehr, als auch hier Keimzone und Gonangien successive und von unten nach oben fortschreitend sich entwickeln, so dass also ein bestimmter Reifegrad der Keimzellen eines bestimmten Theils der Keimzone zusammentrifft mit einem bestimmten Reifegrad des Gonangiums einer entsprechenden Stelle.

Für Campanulariden und Plumulariden, deren Aeste oder Stämme meist mit Gonangien in grosser Zahl beladen sind, fliessen die Keimzonen so sehr zusammen, dass es nicht möglich ist, ein Urtheil zu gewinnen, in wie weit hier bestimmte Beziehungen zwischen Eizellen und Gonangien bestehen, und man muss es abwarten, ob dies etwa später an irgend einer besonders günstigen Art mit weniger zahlreichen Gonangien möglich sein sollte. Wenn man Stamm oder Aeste einer zur geschlechtlichen Fortpflanzung sich vorbereitenden Campanularia oder Opercularella mustert und das Coenosarc angefüllt findet mit Massen von Keimzellen, so möchte man freilich den Gedanken, dass die einzelne Keimzelle gewissermassen prädestinirt sei für ein bestimmtes Gonangium fast für absurd halten und es dem Zufall anheim gegeben glauben, wohin später die einzelne Zelle auf ihrer Wanderung

gelangt. Abweichungen von der strengen Regel kommen hier auch sicherlich nicht selten vor, allein im Allgemeinen bemerkt man doch eine ziemlich genaue Anordnung der Keimzellen entsprechend ihrem Alter von unten nach oben im Stock, und es lässt sich wohl vermuthen, dass wir die Gesetzmässigkeit der Anordnung noch weit strenger finden würden, vermöchten wir mit dem Auge die feinen Abstufungen der Entwicklungsstadien der Keimzellen zu erkennen. Dass auch bei Arten mit massenhafter Produktion von Eizellen im Coenosarc die Wanderungen der Keimzellen sehr ins Einzelne hinein bestimmt sind, das zeigt das weibliche Eudendrium racemosum. Bei dieser Art liegt die Keimstätte am weitesten von der Reifungsstätte entfernt, nämlich im Stiel des Haupthydranthen, also in einem Individuum erster Ordnung, während die Reifungsstätte im Gonophor eines Blastostyls liegt, welches von einem Nebenhydranthen entspringt, somit also in einem Individuum vierter Ordnung. Der Weg dorthin wird nun gewissermassen unter erschwerenden Umständen zurückgelegt, indem die im Ektoderm entstandenen Eizellen später ins Entoderm durchbrechen, um zuletzt wieder ins Ektoderm zurückzukehren, und dieser Wechsel der Körperschicht geschieht an ganz bestimmten Stellen und von allen Eizellen in der gleichen Weise, der Uebertritt ins Entoderm im Seitenhydranthen, die Rückkehr ins Ektoderm im Gonophor!

Im Allgemeinen ist es bereits in einem früheren Abschnitt dargestellt worden, wie man sich das Zustandekommen dieser Institution regelmässiger Wanderungen der Keimzellen etwa zu denken hat; es lohnt sich aber wohl, hier etwas genauer darauf einzugehen. Gleichzeitig mit der phyletischen Verschiebung der Keimstätte bildete sich die Gewohnheit der Keimzellen aus, gewisse Zeit nach ihrer Differenzirung wieder nach der althergebrachten Reifungsstätte zurückzukehren, und diese Gewohnheit vererbte sich. Nehmen wir als Ausgangspunkt die Verhältnisse bei der weiblichen Podocoryne, so legen hier die Eizellen den Weg von dem Entoderm der Seitenwand der Gonophoren-Knospe bis in den Glockenkern zurück; jede Eizelle, die sich in dieser Knospe differenzirt hat gehört auch nur dieser Meduse an, keiner andern. Nun lassen wir unter steter Weiter-Vererbung dieser Rückwanderungs-Tendenz den phyletischen Verschiebungsprocess der Keimstätte seinen Fortgang nehmen bis zum Hydractinia-Stadium. Jede Eizelle, welche früher im Gonophor selbst sich differenzirte, thut dies jetzt in ihren Nachkommen schon im Blastostyl, und zwar zunächst an dem Knospungspunkt des Gonophors, später etwas entfernt von demselben. Immer aber wird die ganze Schaar der Eizellen, welche ursprünglich in einem Gonophor zusammen entsprang, auch jetzt noch an gemeinsamer Stelle entspringen und dieselbe Marschroute nach demselben Gonophor vererbt haben, in dessen Vorfahren ihre Vorfahren entstanden sind. Danach muss man annehmen, dass auch jetzt noch jede Eizelle mit der Marschroute auf ein ganz bestimmtes Gonophor versehen sei. Man könnte zwar einwerfen, dass die individuellen Schwankungen in der Zahl der Gonophoren, welche ein Blastostyl hervorbringt, thatsächlich sehr gross ist, und auch theoretisch es sein muss, lediglich in Folge der geschlechtlichen Fortpflanzung, dagegen ist aber zu erwidern, dass diese Schwankungen sich ganz ebenso auch auf die Zahl und Gruppirung der Keimzellen in der Keimzone beziehen werden, und dass kein Grund vorliegt zur Annahme, das Verhältniss der Zahl beider unterliege keiner Art von Regelung. Im Gegentheil stehen die Specialzonen — d. h. die einzelnen einem Gonophor zugehörigen Centren der Gesammt-Keimzone — in viel zu genauer Beziehung zu den Gonophoren, als dass man nicht annehmen müsste, dass ihre Zahl sich trotz individueller Variationen im Allgemeinen doch gleichzeitig hebt und senkt. Ich werde auf diesen Punkt zurückkommen; zunächst aber wird man auch auf theoretischem Weg zu der Vorstellung geleitet, dass die einzelnen Keimzellen und Keimzellengruppen schon von vornherein in bestimmter Beziehung zu bestimmten Gonophoren stehen. Wenn man aber hier schon zu-

geben muss, dass Incongruenzen zwischen Special-Keimzonen und Gonophoren der Zahl und also auch der gegenseitigen Beziehungen nach vorkommen *können*, so wird man weiter noch hinzufügen müssen, dass die Grösse und Wahrscheinlichkeit solcher Incongruenzen sich proportional der Entfernung der Keimstätte von der Reifungsstätte steigern muss, aus dem Grunde, weil damit eine Vereinigung immer zahlreicherer Keimstätten an *einen* Punkt Hand in Hand geht. Sobald aber *mehr* Special-Keimzonen angelegt werden, als Gonophoren, so kann schon die Wanderroute eines Theils der Keimzellen nicht mehr auf ein bestimmtes Gonophor lauten, sondern nur allgemein auf ein Gonophor in bestimmter Entfernung und Richtung, und sobald *weniger* Keimzonen gebildet werden, als Gonophoren, so wird ein Theil der Letzteren leer, oder alle schwach besetzt bleiben müssen. Auf diese Weise sind jedenfalls die im speciellen Theil bei Gonothyraea besprochenen *sterilen Gonangien* zu verstehen. Es liegt auf der Hand, warum sterile Gonophoren bei Hydractinia nicht, oder doch jedenfalls äusserst selten vorkommen — weil hier die Entfernung von Keim- und Reifungsstätte noch verhältnismässig gering ist. Sobald sie mehr wächst, sobald nicht nur die Keimzellen für ein Gonophor, sondern diejenigen für ein ganzes Blastostyl mit allen seinen Gonophoren, oder gar für mehrere Gonangien auf eine kleine Stelle des Coenosarcs zurückverlegt ist, müssen solche Incongruenzen häufiger werden; die Zahl der Keimzonen mit der der Gonangienzonen wird zwar vielleicht noch stimmen, aber nicht die Zahl der von einer Keimzone producirten Keimzellen mit der der Gonophoren des betreffenden Gonangiums. Daraus resultiren dann die oben erwähnten *sterilen Gonangien* oder aber ein Ueberschuss von Keimzellen im Coenosarc. Da die Natur im Allgemeinen verschwenderisch mit Keimzellen umgeht, so sollte man erwarten, dass sie auch hier die Tendenz einer möglichst reichlichen Keimzellenbildung in den Keimzonen des Coenosarc verfolgen würde, zumal da der Ueberschuss dem Stock nicht verloren zu gehen brauchte, sondern durch Auflösung dem Ganzen wieder zu Gute kommen könnte. Bei gar manchen Arten erhält man auch wirklich den Eindruck beabsichtigter Ueberproduktion, so z. B. bei den weiblichen Stöcken von Eudendrium racemosum, und zwar besonders an den unregelmässig verzweigten Exemplaren dieser Art, bei welchen das Coenosarc der Keimzone und der angrenzenden Zweige oft so voll von Eizellen liegt, dass man an ein ordnungsmässiges, nach bestimmter Marschroute erfolgendes Wandern der einzelnen Zellen kaum glauben möchte. Einen bestimmten Beweis *dagegen*, dass die einzelne Eizelle schon im Voraus mit einem bestimmten Blastostyl und Gonophor in Correlation stehe, lässt sich aber nicht beibringen, man müsste ihn dann in der Thatsache finden wollen, dass hier wie Plumulariden und Campanulariden zuweilen einzelne Eizellen in den Stämmen und Aesten zurückbleiben. Dem gegenüber wiegt aber wohl die Thatsache, dass im Allgemeinen die *Aeste sich von Eizellen völlig leeren*, sobald ihre Gonophoren-Produktion aufhört, bei Weitem schwerer; sie beweist, dass im Allgemeinen die Zahl der Eizellen doch ziemlich genau mit der der Gonophoren im Verhältniss steht, und dass die Ueberproduktion — wo sie auftritt — doch nur eine sehr geringe ist. Man kann auch dieser Argumentation nicht einwerfen, dass die *Anwesenheit von Eizellen im Coenosarc die Entstehung von Blastostylen oder von Gonophoren hervorriefe*; dies ist vielmehr bestimmt nicht der Fall. Im speciellen Theil wurde erwähnt, dass Blastostylknospen bei Eudendrium entstehen, ehe noch irgend eine Eizelle in ihre Nähe gekommen ist, und weiter wurde gezeigt, dass gar nicht selten an älteren Blastostylen ein zweiter Gonophoren-Kranz sich anlegt, der aber leer bleibt, weil keine Eizellen mehr im Bereich des Blastostyls liegen, die in die jungen Gonophoren einrücken könnten. Letzteres beweist zwar zugleich, dass auch eine *Unterproduktion von Eizellen* vorkommt, hauptsächlich aber zeigt es, dass die Gonophoren-Zahl nur von den ererbten und individuell festgestellten Wachsthumsgesetzen des Stockes

abhängt, nicht von dem Reiz etwa anwesender Eizellen, ganz ebenso, wie auch umgekehrt die Zahl der Eizellen des Stockes nicht von den sich bildenden Gonophoren beeinflusst wird, sondern aus denselben gemeinsamen Wachsthumsgesetzen hervorgeht. Dass beide Ziffern sich nicht immer — oder wohl niemals — ganz genau decken, ist sehr begreiflich, wenn man berücksichtigt, dass die Fortpflanzung eine geschlechtliche ist, und erwägt, wie vielerlei individuelle Variationen von Wachsthums-Tendenzen sich in einem Keime durchkreuzen müssen. Denkt man auch nur an die von den beiden älterlichen Organismen direkt ererbten Entwicklungsrichtungen, so müssen daraus doch schon Schwankungen der Verhältnisszahlen hervorgehen. Wenn von der einen älterlichen Seite z. B. die Tendenz zur Hervorbringung von 1000 Eizellen und 1000 Gonophoren, von der andern die Tendenz zur Hervorbringung von 900 Eizellen und 900 Gonophoren in dem Ei bei der Befruchtung zusammentreffen, so resultirt daraus gewiss nicht immer die Tendenz zur Hervorbringung von 950 Eizellen und 950 Gonophoren, sondern vielleicht die zur Hervorbringung von 950 Eizellen und 1000 Gonophoren, oder von 1000 Eizellen und 950 Gonophoren, kurz zu einer Ueber- oder Unterproduktion von Eizellen.

Dabei hält sich aber die Ueberschreitung stets in gewissen, nicht sehr weit gezogenen Grenzen, wie die Thatsache — einerseits steriler Gonophoren, andrerseits übrigbleibender Eizellen — lehrt. Dies kann auch nicht überraschen, wenn man sich die phyletische Vorgeschichte der coenosarcalen Keimzellenbildung vergegenwärtigt und bedenkt, dass es gewissermassen nur eine Rückverlegung derjenigen Keimzellen ins Coenosarc ist, welche früher im Gonophor selbst entstanden. In diesem Falle verstehen wir bis zu einem gewissen Grad das sonst so geheimnissvolle Band der Correlation. Dass nun das Verhältniss zwischen beiden trotz der örtlich getrennten Entstehung durch lange Generationsreihen hindurch sich intact erhalten hat, wird wohl nur mit Hülfe der Naturzüchtung zu verstehen sein. Grade der nicht zu beseitigende Einfluss dieses Faktors würde es aber auch erlaubt haben, eine ständige Ueberproduktion von Keimzellen einzuführen, falls dieselbe wünschenswerth gewesen wäre; sie muss aber nicht nothwendig gewesen sein.

Dies Ergebniss ist deshalb von Bedeutung, weil die Wanderungen der Keimzellen dadurch in anderem Licht erscheinen. Sobald nur soviel Keimzellen erzeugt werden, als zur Füllung der Gonophoren erforderlich sind, so muss jede einzelne eine ganz bestimmte Marschroute einhalten, sind der Keimzellen aber ausserordentlich viel mehr, als von den Gonophoren aufgenommen werden können, dann wäre es denkbar, dass auch ein ziemlich unsicheres Umherirren derselben doch schliesslich immer eine genügende Anzahl in die Gonophoren gelangen lassen werde. Oder mit andern Worten: wenn eine wesentliche und konstante Ueberproduktion nicht stattfindet, dann dürfen wir annehmen, dass es möglich war, der einzelnen Keimzelle eine ganz genaue Marsch-Direktion mit auf den Weg zu geben, findet diese Ueberproduktion aber statt, dann ist sie uns ein Zeichen, dass es nicht möglich war, in die einzelne Keimzelle die Fähigkeit zu verlegen, einen Weg nach ganz bestimmtem Ziele zurückzulegen.

Es kam mir mehr darauf an, diese Alternative zu stellen, als sie jetzt schon definitiv zu beantworten. Es ist möglich, dass ich mir für manche Arten die Marsch-Route doch zu bestimmt normirt vorstelle; neue, speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen werden darüber Auskunft gewähren. Soviel aber darf doch schon jetzt behauptet werden, dass nicht nur in den Anfangsstadien der Keimstätte-Verschiebung und folglich bei kurzem Rückweg der Keimzellen diese ihren Weg sehr genau einhalten, sondern bis zu einem gewissen Grad auch in den weit vorgeschrittenen Stadien, wie sie bei Campanularien, Plumularien und bei Eudendrium vorliegen. Wenn sich auch für jetzt noch

nicht mit Sicherheit behaupten lässt, dass eine bestimmte Keimzelle des Coenosarc auch nur in ein bestimmtes Gonophor einwandert, so steht doch fest, dass sie stets in ein Blastostyl und Gonophor einrückt und dass sie die Leibesschicht (Entoderm oder Ektoderm) in welcher sie hinwandert nicht willkürlich hier oder dort verlässt, sondern nur an ganz bestimmten Stellen. Dies beweist aber, dass jedenfalls die Marsch-Route der einzelnen Zelle in ziemlich specieller Weise eingeprägt sein muss.

Wie dies möglich ist, ist eine wohl aufzuwerfende, aber schwer zu beantwortende Frage! Die einzelnen Keimzellen handeln hier wie selbstständige Wesen, welche nach einem bestimmten Ziele hin streben. Besser noch passt der Vergleich mit gewissen jungen, zum ersten Mal wandernden Zugvögeln, von welchen neuere Ornithologen behaupten, sie zögen allein, ohne älteren, bereits kundigen Führer und gelangten doch richtig am Ziele an. Offenbar müssen in beiden Fällen die Wanderer die Direktion zu ihrer weiten und oft auch complicirten Reise instinktiv und unbewusst in sich tragen. Bei den Zugvögeln sind die Thatsachen unsicher und deshalb theoretisch noch unbrauchbar, bei den Keimzellen der Polypen aber ist es sowohl sicher, dass sie keinen Führer mitnehmen und dass sie die Reise wirklich zum ersten Mal machen, als dass sie richtig am Ziel ankommen, und es fragt sich, wie weit wir heute schon im Stande sind uns diese Thatsachen — ich will nicht sagen zu erklären, aber doch plausibel zurecht zu legen.

Was veranlasst z. B. die männlichen Keimzellen einer Agalma, wenn sie aus dem Entoderm des Stiels in das der jungen Gonophoren-Knospe eingerückt sind zur Zeit, wenn sich das Manubrium erhebt in distaler Richtung vorwärts zu wandern, in die Entodermkuppe einzudringen, die Stützmembran zu durchsetzen und sich schliesslich ohne Ausnahme im Ektoderm des Manubriums zu sammeln und ein Spermarium zu bilden? Dass der Wandertrieb sie zu bestimmter Zeit ergreift und bestimmte Zeit anhält, lässt sich mittelst Vererbung noch am ehesten begreifen, wenn man es sich von einem bestimmten Reifezustand der Keimzellen abhängig denkt, aber die Richtung! wie soll sich die Tendenz, in ganz bestimmter Richtung zu wandern, vererben können? Dies scheint ebenso undenkbar, als dass der junge Zugvogel schon mit der Anlage aus dem Ei käme in einem bestimmten Zeitpunkt seines Lebens nach Süd-Süd-Ost zu fliegen. Dass die Neigung nach vorwärts oder rückwärts zu wandern vererbt würde, kann als möglich gelten, denn hier handelt es sich um Richtungen, die durch die Lage des eignen Körpers bezeichnet sind, nicht aber durch Punkte, die wie die Weltgegend keine direkte Beziehung auf das Thier haben. Vorwärts und rückwärts sind aber Begriffe, für die zwar wohl am Körper eines Vogels Angriffspunkte vorhanden sind, nicht aber an dem einer Zelle, an der das Vorn und Hinten fehlt. Es bleibt deshalb gar Nichts übrig, als entweder auf ganz Unbekanntes zu rathen, wie man es bei den Vögeln gethan hat, und eine Art von Magnetsinn anzunehmen, der den Keimzellen die Lage der Gonophoren-Kuppe am eignen Körper empfinden lässt, wie den Vögeln die Lage des Nordpols — oder in der Qualität der Widerstände die Bestimmung der Wanderrichtung zu suchen. Man müsste sich etwa vorstellen, dass zur Zeit, wenn bei den Keimzellen der Wandertrieb erwacht, ihre Lage eine solche ist, dass sich ihrem Wandertrieb nach rückwärts stärkere Widerstände entgegenstellen als nach vorwärts, und weiter, dass ihr Wandertrieb erlischt nach Ablauf einer Zeit, die grade ausreicht, um ans Ziel zu gelangen. Es ist kein berechtigter Einwurf gegen diese Annahme, wenn man ihr entgegenhalten wollte, dass die Keimzellen derselben Keimstätte oft sehr verschieden lang wandern müssen, ehe sie ihr Ziel erreichen. Bei Cordylophora treten allerdings gleichzeitig viel mehr Eizellen in den Hydranthenstiel von der Keimstätte her ein als in einem Gonophor Platz haben. Nur etwa 20 von ihnen wandern in die schon in Bildung begriffene Gonophor-Knospe ein, die andern setzen ihre Reise weiter fort, aufwärts im Hydranthenstiel, der

zugleich wächst und nach einiger Zeit ein neues Gonophor treibt, in welches nun ein zweiter Zellentrupp einrückt, um vielleicht noch einen dritten zurückzulassen, der erst dann eine Reifungsstätte findet, wenn ein drittes Gonophor angelegt wird. Dabei ist aber nicht zu vergessen, dass die von der Keimstätte ausziehende Zellentruppe eine gemischte Gesellschaft ist, zusammengesetzt aus sovielen Einzel-Abtheilungen als Gonophoren gebildet werden können. Von diesen hat aber jede ihre eigne phyletische Geschichte, jeder stellt die ins Coenosarc verlegte Keimzellen-Gruppe eines bestimmten Gonophors vor, hat also auch seine besondere Marschroute und Marsch-Länge.

Irrwege der Keimzellen kommen zwar vor (Eudendrium), aber sie sind bei den meisten Arten doch grosse Ausnahmen; es gehört zu den grössten Seltenheiten, dass eine Keimzelle unterwegs stecken bleibt! Niemals sah ich bei Podocoryne eine Eizelle im Entoderm zurückbleiben, wenn die andern schon längst im Ektoderm des Manubriums lagen. Dagegen hört mit der Erreichung des Ziels immer auch die Lokomotion auf, und man wird dies vielleicht zugleich von der Erreichung einer Art von Gleichgewichtslage abhängig denken dürfen, nicht blos vom Ablauf einer bestimmten Zeitdauer des Wandertriebs. Wenn z. B. die Eizellen von Corydendrium die Follikel ihres Gonophors durchbrechen und durch die Oeffnung in der Spitze desselben auskriechen, so hören sie nicht sofort mit ihrer Lokomotion auf, sondern kriechen ein Stück weit auf der Aussenfläche des Gonophors hin, um sich dann dicht nebeneinander auf ihr festzusetzen. Die eine Zelle kriecht weiter als die andere und niemals heften sie sich aufeinander fest! Aus diesem und vielen andern Fällen geht wohl hervor, dass die Keimzellen ein sehr feines Gefühl für die Druckverhältnisse haben müssen, unter welchen sie stehen und in welchen sie sich bewegen. Nur darauf, scheint mir, kann es beruhen, dass sie bei Corydendrium oder bei Eudendrium meist nur aufwärts, nicht abwärts im Stock kriechen, dass sie bei Eudendrium racemosum so genau die junge Hydranthenknospe von der Blastostylknospe zu unterscheiden wissen und nur in die Letztere, nicht aber in die Erstere hineinkriechen. Taf. IV, Fig. 2 zeigt zwei solcher Knospen dicht nebeneinander von demselben Zweig entspringend, die Hydranthenknospe leer, die Blastostylknospe mit vielen Eizellen besetzt. Und doch können die Eizellen in Hydranthenknospen einwandern, und thun es sogar regelmässig, aber erst in späterer Zeit, wenn die Knospe schon zum jungen Hydranthen herangewachsen ist. Diese Thatsachen erscheinen noch merkwürdiger, wenn man bedenkt, dass bei Eudendrium ramosum Linné die Eizellen regelmässig in die jungen Hydranthenknospen einwandern, da hier die Hydranthen selbst Gonophoren hervorbringen und dass auch bei Eud. racemosum Cav. dies in ganz seltnen Fällen noch geschieht! Die Gewohnheit der Eizellen, in Hydranthenknospen einzuwandern, ist also mit der Einrichtung besonderer Blastostyle verloren gegangen und kommt bei Eud. racemosum nur noch ganz ausnahmsweise, gewissermassen atavistisch zum Vorschein. Die Eizellen müssen also wohl auf irgend eine Weise die junge Hydranthenknospe von der jungen Blastostylknospe unterscheiden können, und wiederum die junge Hydranthenknospe von der halberwachsenen.

Als Ausfluss eines sehr feinen Druckgefühls möchte ich es auch auffassen, wenn die Eizellen von Podocoryne, nachdem sie ins Ektoderm durchgebrochen sind, sich in den Interradien des Manubriums in vier Längsstreifen anordnen, anstatt einen gleichmässigen Mantel rund um das Manubrium herum zu bilden, wie bei vielen andern Medusen. Die Gestalt und Lage eines Organs hängt also hier gewissermassen vom Willen oder dem Bewegungsinstinkt der Wanderzellen ab. Es spielen hierbei ohne Zweifel dieselben Gesetze herein, welche alles Wachsthum beherrschen, welche Grösse, Gestalt, Zahl und Aufeinanderfolge der Zellen im Organismus bestimmen, aber es spielt noch der neue Faktor der freien Beweglichkeit der Zellen und einer gebundenen Marschroute mit, die nur

durch Vererbung, d. h. durch Uebertragung ererbter Bewegungs-Gewohnheit erklärt werden kann, wenn es auch schwer genug ist, sich davon eine deutlichere Vorstellung zu bilden.

Die Wanderung der Keimzellen der Hydroiden bilden den einzigen mir bekannten Fall von Zellwanderung innerhalb des Organismus mit ganz bestimmtem Ziel und bestimmtem, genau vorgeschriebenem Eingreifen in den Aufbau der Gewebe und Organe. Wanderzellen sind allerdings von beinah allen Metazoen bekannt und selbst bei den höchsten, den Vertebraten, scheinen sie noch eine sehr bedeutsame Rolle zu spielen, aber die Wanderungen z. B. der Lymphzellen sind weder so bestimmt gerichtet, noch spielen sie eine im normalen Leben des Organismus so bestimmte histogenetische und organogenetische Rolle. Wohl steht es fest, dass sie in Menge die Epithelschicht des Darmtractus durchsetzen, um ins Darmlumen zu gelangen, und nach den neuen Beobachtungen von *Stöhr*[1]) geht dieser Auswanderungsprocess schon sehr energisch in den Tonsillen vor sich, allein die Function, die Schleimhaut des Tractus feucht und schleimig zu erhalten, ist durchaus nicht die einzige Function der Lymphkörperchen; wieviele auch immer diesen Weg wandeln mögen; noch viel zahlreichere verfolgen andere Bahnen, gelangen aus der Darmwand in den Lymphstrom und die Blutbahn und nach neuester Ansicht soll ihnen sogar eine ganz unerwartete physiologische Leistung aufgebürdet sein: die Neutralisirung der auf das Blut giftig wirkenden Peptone. So wird man also kaum daran denken können, dass das einzelne Lymphkörperchen an eine bestimmte Marschroute gebunden sei, es wird vielmehr je nach Umständen und Zufall diesen oder jenen der vielen Wege wählen, auf welchen seines Gleichen den Körper durchzieht.

Eine grössere Aehnlichkeit mit der Keimzellen-Wanderung der Hydroiden besitzen vielleicht jene Bewegungen der Mesenchym-Zellen, wie sie in früher Zeit der Embryonal-Entwicklung besonders von Echinodermen genauer bekannt geworden sind. Hier lösen sich vom Blastoporus der Gastrula-Larve jene zuerst von *Hensen*[2]) beobachteten amöboiden Zellen ab, welche unter steter Vermehrung durch Theilung scheinbar regellos die Gallerte der Furchungshöhle durchwandern, um schliesslich sich in bestimmter Weise zu ordnen und einerseits sich der Innenseite des Ektoblasts anzulagern, andrerseits die Oberfläche des Urdarms und seiner Ausstülpungen zu überziehen. Aus ihnen gehen dann bestimmte Gewebe hervor und zwar die regelmässig symmetrisch gelagerten Kalkspicula des Skelettes[3]), die Muskulatur, welche Darm und Haut verbindet, sowie diejenige des Larvendarms und die Cutis. Es ist mir immer sehr wunderbar erschienen, dass das Material zu so verschiednen wichtigen Theilen des Körpers von Wanderzellen geliefert werden kann, denn es kann unmöglich vom Ort der Festsetzung abhängen, ob eine Zelle ein Kalkspiculum in sich ausbildet oder zur Muskelzelle wird, oder einen Bindegewebsstrang darstellt und Cutisgewebe liefert; es muss also angenommen werden, dass die einzelnen Zellen schon bei ihrer Entstehung zu Haut- oder Muskelzellen prädestinirt sind. Daraus folgt aber der weitere Schluss, dass die Marschroute auch hier eine ziemlich streng gebundene sein muss, da sonst Kalkspicula am Darm und Muskeln, also an Stellen gebildet werden könnten, wo sie nicht hingehören. Wie finden aber die Spicula-Zellen das Ektoderm und wie unterscheiden sie es von der Oberfläche des Urdarms, kurz, wie ist es möglich, dass hier die einzelne Zelle ihr Ziel erreicht? Der Fall ist hier ungleich verwickelter, weil die wandernden Zellen ihrer Qualität nach verschieden sind, wenn auch von Aussehen noch gleich. Es werden deshalb wohl Viele geneigt

1) „Biolog. Centralblatt" 1882, p. 368.

2) Archiv. f. Naturgeschichte 1863, p. 242.

3) Man vergleiche z. B. *Seleuka*, „Keimblätter u. Organanlagen der Echiniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII, Taf. I, Fig. 6 u. 7.

sein der vorhin verworfenen Ansicht den Vorzug zu geben, nach welcher die Qualität der Wanderzelle erst durch ihren Ankunftsplatz bestimmt würde. Wenn man aber sieht, wie die Keimzellen der Hydroiden so fest bestimmte Routen einhalten, an bestimmter Stelle ins Entoderm einbrechen, an einer andern dasselbe wieder verlassen und erst in Ruhe kommen, wenn sie den für ihre weitere Entwicklung richtigen Platz gefunden haben, so gewinnt man eher den Muth, auch den verschieden prädisponirten Mesenchymzellen der Echinodermen das Einhalten verschiedner ererbter Marschrouten zuzutrauen, so wenig man auch noch im Stande ist, den Vorgang zu verfolgen oder näher zu belegen. Uebrigens ist doch auch nicht zu vergessen, dass es sich hier meistens nicht um eigentliche Organanlagen handelt, sondern nur um Ablagerung von Zellüberzügen auf bereits angelegten Organen. Dabei kann der individuellen Variation ein grosser Spielraum geöffnet bleiben. Dazu kommt noch, dass die neuesten Beobachtungen von *R. S. Bergh*[1]) die schon früher von *Greef*[2]) vertretene Ansicht bestätigen, dass die amöboiden Mesenchymzellen theilweise vom Ektoderm stammen; wenn aber diese Zellen von verschiednen Punkten aus entstehen, so lässt sich schon eher denken, dass sie auch in verschiedner Weise aufmarschiren.

Weitere Untersuchungen auf diesem und auf anderen Gebieten werden erst erkennen lassen, wie diese Vorgänge im Näheren aufzufassen sind; soviel scheint mir aber auch jetzt schon erkennbar, dass eine absolute Verschiedenheit dieser Gewebe-bildenden Wanderungen von dem gewöhnlichen Wachsthum nicht besteht, so sehr es auch zunächst so aussieht. Das scheint mir schon aus der phyletischen Entstehung der Wanderungen hervorzugehen, die sich ja direkt aus der Organbildung durch gewöhnliches Wachsthum hervorgebildet haben. Bei zahlreichen Medusen besitzen die Gonaden dieselbe Lage wie bei Podocoryne, d. h. sie liegen in Gestalt von vier Längsstreifen in den Radien des Manubriums; sie haben aber auch ihre Keimstätte dort und bilden sich dadurch, dass die Ektodermzellen dieser Radien wuchern und sich zum Theil in Keimzellen differenziren. Diesen nun ist die Lage in den Radien angeboren, d. h. der Aneinanderschluss unter bestimmten Druck- und Anordnungs-Verhältnissen. Diese Zusammenordnung kann auch hier wohl nur auf einer feinen Empfindung für die Druckverhältnisse und auf der anererbten Tendenz der einzelnen Zelle beruhen, eine Lage unter ganz bestimmten Druckverhältnissen einzunehmen. Wir wissen nicht, ob dabei aktive Bewegungen der Zellen mitspielen, mir scheint aber, dass man es bis zu einem gewissen Betrag jedenfalls annehmen muss, da ein blosses passives Geschobenwerden durch das Wachsthum der einzelnen Zelle und der sich um sie herum neu bildenden kaum zu einer so bestimmten Anordnung führen könnte. Sehen wir doch bei allen Zelltheilungen, schon bei den ersten, der Eifurchung, selbstständige Bewegungen der Zellen eine grosse Rolle spielen und wissen wir doch, dass grade die Keimzellen der Coelenteraten bedeutende Beweglichkeit besitzen. Es kann also nicht blos an einem passiven Druck der Umgebung liegen, dass die Keimzellen z. B. von Cladonema sich zu vier radialen Längsstreifen anordnen, anstatt wie etwa die Eizellen von Amalthea und andern Medusen es thun, im Ektoderm des Manubriums ihrer Reifungsstätte langsam umherzukriechen.

Sobald aber zugegeben werden muss, dass die Lage und Gestalt der Gonaden zu einem Theile mindestens von der Eigenbewegung der Zellen abhängt, so ist damit die Brücke geschlagen, welche bis zu jenen weiten Wanderungen führt, wie sie die Keimzellen von so vielen Hydromedusen heute ausführen, und wenn diese Wanderungen in der That nicht etwas absolut Neues, sondern nur die

1) Videnskab. Meddelels. 1879 80.
2) Sitzber. d. Marburg. nat. Gesellsch. 1879, p. 51.

excessive Steigerung eines auch früher schon vorhandnen Faktors der Gewebe- und Organbildung sind, so deutet dies rückwärts darauf hin, dass Eigenbewegung der Zellen als Reaction auf feinste Druckempfindungen überall beim Aufbau der Organe eine grössere Rolle spielen, als man bisher vermuthen konnte. Dies ist zwar ein Cirkelschluss, allein man kann den Vordersatz weglassen und gelangt doch zu demselben Resultat; es genügt zu wissen, dass die heutigen Wanderungen der Keimzellen und ihr endliches Zusammentreten zu Gonaden sich aus der gewöhnlichen, einfachen Gonaden-Bildung an Ort und Stelle der Zelldifferenzirung Schritt für Schritt entwickelt haben, um zu schliessen, dass die Kräfte, welche heute die Direction der Keimzellen nach der Reifungsstätte besorgen, auch früher schon vorhanden und in irgend einem Grade beim Aufbau des Organs thätig gewesen sein müssen.

D. Die Abkunft der Keimzellen bei den Hydromedusen.

Als allgemeinstes Resultat in Bezug auf die Abkunft der Keimzellen kann der Satz gelten: Die Keimzellen der Hydroiden entstehen nicht schon während der Embryonal-Entwicklung, sondern sie bilden sich erst während des späteren Lebens, sei es des ersten aus dem Ei hervorgegangenen Individuums (Medusen mit direkter Entwicklung), sei es der Individuen späterer Knospen-Generationen. In allen Fällen gehen die Keimzellen nicht aus Zellen hervor, welche vom Ei her dafür vorgebildet, gewissermassen reservirt werden, sondern sie entstehen aus Abkömmlingen gewöhnlicher Gewebezellen, also aus jugendlichen Zellen. Ueberall, wo es gelang die Differenzirung der Keimzellen genauer zu erforschen, ging der Keimzellen-Differenzirung eine Zellen-Wucherung voraus, welche zur Anhäufung junger Zellen führte, und diese erst bildeten das Material, aus dem die Keimzellen sich differenzirten. Eine zweite fundamentale Thatsache liegt darin, dass die Bildung von Keimzellen überall an bestimmte Stellen gebunden ist; niemals ist sie über das ganze Individuum ausgebreitet oder gar über den ganzen Stock, und da, wo es den Anschein haben könnte, als sei Letzteres der Fall, wie z. B. bei den Plumulariden, zeigt genauere Ueberlegung doch, dass es nur eine rasch sich folgende Succession einzelner Keimstätten ist, welche diesen Schein hervorruft. Die Keimstätte oder der Differenzirungs-Ort ist für jede Art eine fest bestimmte, sie schwankt nicht hin und her, findet sich nicht etwa bald im Entoderm, bald im Ektoderm, bald im Stamm, bald im Gonophor, sondern sie ist topographisch festbestimmt. Bei den verschiednen Arten aber hat sie eine sehr verschiedne Lage, liegt bald im Gonophor selbst (oder in der Meduse), bald im Stiel eines Hydranthen, bald im Stamm der Kolonie, bald im Ektoderm, bald im Entoderm.

Der Beweis für den ersten Satz, dass nämlich die Keimzellen nicht etwa schon vorgebildet, gewissermassen als Reservezellen von der Eifurchung her im Stocke enthalten sind, ist im speciellen Theil vielfach enthalten, wenn auch nur hie und da besonders darauf hingewiesen wurde. Ich erinnere nur an die genau verfolgbare Entstehung der Keimzellen in den obersten Stammgliedern von Plumularia, oder an die Entstehung derselben im Glockenkern bei Pennaria, oder schliesslich an die Differenzirung der Keimzellen aus Elementen des einschichtigen Ektoderms des kaum erst hervorgewachsenen Manubriums in den Medusenknospen von Cladonema, Perigonimus oder Dendroclava. In allen diesen Fällen kann kein Zweifel darüber herrschen, dass die Zellen, welche sich zu Keimzellen differenziren, erst ganz neuerdings aus Theilungen anderer Zellen hervorgegangen sind.

Ich lege Werth auf diese Feststellung, weil schon von verschiednen Seiten die Meinung geäussert worden ist, es sei ein theoretisches Postulat, dass die Sexualzellen schon vor der Keim-

blätterbildung sich von den übrigen Zellen des Körpers absonderten, welche den Organismus selbst aufbauen, ohne andern als passiven Antheil an diesem Aufbau zu nehmen. So verstehe ich wenigstens z. B. die Aeusserung *M. Nussbaum*'s [1]), dass die Zellen, welche die Geschlechtsprodukte hervorbringen, sich „zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage" von den übrigen Zellen absondern. Wäre aber auch der Gedanke noch nicht ausgesprochen worden, so müsste er doch auf seine Berechtigung geprüft werden, denn er ist aufs nächste verwandt mit einer andern, vollkommen richtigen Vorstellung, mit der Vorstellung von einer tiefen Verschiedenheit zwischen Geschlechtszellen und den übrigen Zellen des Körpers. Mit Recht wird man zwischen somatischen und propagatorischen Zellen des Organismus unterscheiden und den fundamentalen Unterschied zwischen Beiden darin finden, dass nur Ersteren die Vergänglichkeit anhaftet, Letzteren aber dieselbe Unsterblichkeit zukommt, welche allen einzelligen durch Theilung sich vermehrenden Organismen zugesprochen werden muss [2]).

Wenn man aber auch sehr wohl sagen kann, dass das befruchtete Ei sich in diese beiden gänzlich verschiedenen Zellenarten theilt, so ist doch — wie mir scheint — damit noch nicht gesagt, dass diese Trennung sofort vor sich gehen muss, am Beginn oder doch wenigstens im Verlauf der Furchung. Einige Beispiele so früher Trennung liegen allerdings vor; bei gewissen Dipteren sind die ersten Zellen, welche im Beginn der hier eigenthümlich modificirten Furchung erscheinen, die von *Robin* [3]) als „globules polaires", von mir [4]) als „Polzellen" bezeichneten Gebilde, und diese sind nach *Metschnikow* [5]) und neuerdings auch nach *Balbiani* [6]) die Propagationszellen, die Zellen, aus welchen die Geschlechtszellen hervorgehen. Wenn man sich im befruchteten Ei noch sämmtliche Entwicklungs-Tendenzen, welche während des Aufbaues und Ablebens des Organismus zur Entfaltung kommen, vereinigt und an Molekülgruppen gebunden vorstellt, so werden also hier schon bei den ersten Furchungs-Vorgängen diejenigen Molekülgruppen abgetrennt und allein zu besondern Zellen vereinigt, an welche die propagatorischen Entwicklungs-Tendenzen gebunden sind.

Nun kennen wir aber in Moina durch *Grobben*'s schöne Untersuchungen [7]) ein Beispiel, in welchem diese Trennung zwar auch noch früh, aber doch schon erheblich später eintritt, nämlich etwa mit der fünften Furchungsphase, zur Zeit, wenn etwa 32 Zellen im Ganzen vorhanden sind. Hier bleiben also die Sexual-Moleküle, wie ich sie kurz nennen will, länger vermischt mit den somatischen; sie trennen sich als selbstständige Zellen erst von ihnen, wenn jene bereits sich in Zellen mit rein ektodermalen und rein entodermalen Molekeln gesondert haben. Bei Sagitta erfolgt nach *Bütschli* [8]) die Abspaltung der Sexual-Molekel in Form von Zellen noch später, nämlich erst während der Einstülpung des Urdarms; hier müssen also die Sexual-Molekel zuerst mit sämmtlichen somatischen Molekeln im Ei vereinigt gewesen sein, dann aber mit den Entoderm-Molekeln.

Nun hindert Nichts, sich diesen Process der weiteren Vertagung der Abspaltung der Sexual-Molekel fortgesetzt zu denken. Dieselben könnten noch längere Zeit mit ektodermalen oder entodermalen Molekeln zusammen innerhalb von Ektoderm- oder Entodermzellen vereinigt bleiben und sich

1) Arch. mikrosk. Anat. Bd. XVIII, p. 98. 1880.
2) Vergl. *Weismann*, „Ueber die Dauer des Lebens", Jena 1882.
3) Compt. rend. Tom. 54, p. 150, 1862.
4) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, p. 107, 1863.
5) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389, 1866.
6) Compt. rend. 13 Nov. 1882.
7) „Arbeit. Wien. zool. Institut" Bd. II, p. 203. 1879.
8) „Zeitschr. f. wiss. Zool." Bd. XXIII, p. 409. 1873.

erst im nachembryonalen Leben als selbstständige Zellen von jenen abspalten. Mir scheint, dass wir keinen Grund haben, es a priori für unmöglich zu erklären, dass irgend welche, bereits in den Dienst des Organismus getretene somatische Zellen neben ihren somatischen Molekeln auch noch einige Sexual-Molekel enthalten, ja — um mich etwas scharf auszudrücken — wir könnten es kaum als ungereimt nachweisen, wenn Jemand behaupten wollte, Solches käme auch noch bei ganz speciell histologisch differenzirten Zellen vor, z. B. bei Drüsen- oder Muskelzellen. Es scheint allerdings, dass dem thatsächlich nicht so ist, und es lässt sich ja auch ungefähr verstehen, warum Zellen, die bereits scharf histologisch differenzirt sind, keine andern Moleküle mehr enthalten als die Träger ihrer eignen speciellen Natur. Wenn *Valaoritis* in seinem kürzlich erschienenen gedankenreichen Buche [1]) wiederholt es als undenkbar hinstellt, dass histologisch differenzirte Zellen sich zu Geschlechtszellen umwandeln sollten, so gebe ich ihm darin, sobald es wörtlich gemeint ist, vollkommen Recht. In einer solchen Zelle müssen die specifisch histologischen Moleküle vorherrschen, wenn überhaupt noch andere neben ihnen vorhanden sind, sonst wären sie eben keine specifischen Gewebszellen. Dem entsprechend hat sich denn auch herausgestellt, dass die Ansicht von der direkten Umwandlung geisseltragender Entodermzellen in Eizellen ein Irrthum war. Allein eine direkte Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen und die Hervorbringung einer Zellenbrut, welche sich theilweise zu Geschlechtszellen differenzirt, ist nicht ein und dasselbe! Ersteres ist theoretisch nicht denkbar, Letzteres an und für sich ganz wohl, und es fragt sich nur, wie weit es thatsächlich vorkommt.

Viele Thatsachen sprechen dafür, dass die Geschlechtszellen niemals von hoch differenzirten Zellen abstammen, vor Allem schon der Umstand, dass bei einer enormen Mehrzahl aller höheren Metazoen die Geschlechtsdrüsen mit den Keimzellen schon in der Embryonalzeit angelegt werden. Weshalb geschähe dies, wenn auch ohnedies später zur Zeit der eintretenden geschlechtlichen Fortpflanzung Zell-Material vorhanden wäre, aus welchem Geschlechtszellen hervorgehen könnten? Beim Menschen liegen die primären Keimzellen ein bis zwei Jahrzehnte lang unthätig in den Geschlechtsdrüsen, und dies allein scheint mir schon in hohem Grade der Ansicht von *Valaoritis* zu widersprechen, nach welcher die weissen Blutzellen das Material sind, aus welchem die Eizellen hervorgehen und sich auch während der ganzen Dauer der Geschlechtsreife immer wieder von Neuem bilden. Dass nun im Allgemeinen die Sexualzellen früh schon von den somatischen Zellen sich trennen, ist theoretisch sehr wohl zu verstehen, denn welcher Vortheil sollte für die Sexual-Molekel darin liegen dass sie viele Zellgenerationen hindurch in somatischen Zellen vertheilt blieben? Ein allgemeiner Vortheil für die Art, d. h. also für die Fortpflanzungsfähigkeit der aus dem Ei hervorgehenden Individuen wird nur dann daraus resultiren, wenn es darauf ankommt, die Fähigkeit zur Hervorbringung von Geschlechtszellen räumlich weit zu vertheilen; diese Nothwendigkeit liegt z. B. beim Generationswechsel vor, wo aus einem Ei zahlreiche Individuen hervorgehen, die alle Sexualzellen hervorbringen sollen. — Die andere Seite der Frage bedarf kaum der Erwähnung, denn dass für histologisch hoch differenzirte Zellen kein Vortheil darin liegen kann, wenn ihnen Sexual-Moleküle mit zugetheilt werden, liegt auf der Hand. Es wird deshalb auch in den Fällen, in welchen die Abtrennung der Propagations-Zellen weit hinausgeschoben werden muss, im Voraus schon erwartet werden müssen, dass die Sexual-Moleküle immer denjenigen Zellen beigegeben werden, welche in dem

1) „Die Genesis des Thier-Eies", Leipzig 1882.

gegebenen Organismus den niedrigsten Grad histologischer Differenzirung besitzen; dort werden sie die specifischen Funktionen der betreffenden Zellen am wenigsten beeinträchtigen.

Wenn nun auch bei allen Wirbelthieren und den meisten Arthropoden die Geschlechtszellen sich schon während der Embryonal-Entwicklung sondern, so fehlt es doch auf der andern Seite auch nicht an Fällen, bei denen diese Sonderung erst in die spätere Lebenszeit fällt. Dies scheint, wie auch zu erwarten war, vor Allem bei denjenigen Arten der Fall zu sein, welche einen Generationswechsel durchmachen, z. B. bei Cestoden und Trematoden und ebenso bei Hydroiden. Bei Ersteren ist eine ernstliche Prüfung der Frage noch nicht vorgenommen worden und würde auch bei der ausserordentlichen Kleinheit der zelligen Elemente dieser Thierformen nicht sonderlich aussichtsreich sein, bei Letzteren aber lässt sich der Satz streng beweisen, dass die Geschlechtszellen sich aus Zellen differenziren, welche erst kurz vorher durch Theilung entstanden sind und deren Vorfahren sich in Nichts von andern Zellen der Umgebung unterschieden.

Es fragt sich nun, ob die Stammzellen der zu Keimzellen sich differenzirenden jugendlichen Zellen, die „Ur-Keimzellen", als histologisch differenzirte anzusehen sind? Darauf ist vor Allem zu antworten, dass sie nicht etwa als solche schon längst im Organismus enthalten waren, sondern dass auch sie aus dem gewöhnlichen Vermehrungsprocess der Zellen an irgend einer, allerdings bestimmten Stelle des Organismus entstanden sind. Wenn man z. B. die Bildung einer Gonophoren-Knospe von Pennaria verfolgt, deren Geschlechtszellen aus dem Glockenkern hervorgehen, so findet man an der Stelle, welche sich demnächst zur Knospe erheben wird, Nichts als die gewöhnlichen Zellen des Ektoderms und des Entoderms. Dann aber treten Zelltheilungen auf, die zu einer Verdickung beider Blätter führen und das Ektoderm ordnet sich zu zwei Lagen an, deren untere, rosettenförmig geordnet, zum Glockenkern wird (siehe: Taf. XVII, Fig. 2, ein Durchschnittsbild). Man wird also hier nicht anders sagen können, als dass anscheinend gewöhnliche Ektodermzellen durch Theilung diejenigen Zellen hervorbringen, aus deren Abkömmlingen die Ur-Keimzellen und schliesslich die Keimzellen hervorgehen. In wie weit man nun diese Ektodermzellen als histologisch differenzirt betrachten will, ist Geschmackssache, da wir für die verschiednen histologischen Differenzirungsgrade keinen sicheren Massstab haben. Man darf aber wohl sagen, dass sie auf einem niederen Differenzirungsgrad stehen, dass sie weit weniger specifische Gewebs-Elemente sind, als etwa Nerven-, Muskel- oder Nesselzellen. Jedenfalls aber sind die Ur-Keimzellen hier keine „indifferenten" Zellen im Sinne von *Valaoritis* und keine Zellen von „embryonalem Charakter", wie sie *Nussbaum* als Ausgangspunkt für Geschlechtszellen-Bildung postulirt. Die letztere Bezeichnung könnte man etwa den jungen Keimzellen vor ihrer Differenzirung zusprechen, die erstere scheint mir überhaupt bedenklich, weil nicht präcis genug. Wenn *Valaoritis* unter „indifferenten Zellen" solche versteht, „aus denen noch Alles werden kann" und bei welchen die Entscheidung, ob sie sich zu Geschlechtszellen ausbilden oder zu etwas Anderem von aussen kommen muss, so kann ich ihm darin nicht beistimmen, wenn ich auch gern anerkenne, dass ein richtiger Gedanke zu Grunde liegt, der Gedanke nämlich, dass hohe histologische Differenzirung sich mit der Hervorbringung von Geschlechtszellen kaum vertragen möchte. *Valaoritis* meint, dass „eine spontane Veränderung der indifferenten Zellen ohne äussere Einwirkungen nicht denkbar sei und dem Gesetz der Trägheit widersprechen würde" [1]), allein er übersieht dabei, dass es wirkliche indifferente Zellen überhaupt nicht gibt; es gibt nur

1) „Genesis des Thier-Eies" p. 66.

indifferenzirte Zellen und solche, die mehrere Differenzirungs-Möglichkeiten in sich bergen. Die eine Zelle trägt die Entwicklungstendenz in sich, zur Epithelzelle zu werden, die andere zur Muskelzelle, und jede Embryogenese lehrt, dass auch der Fall vorkommt, dass eine Zelle die Tendenz zu zwei oder mehr Differenzirungs-Arten in sich trägt, die aber erst in späterer Generation realisirt werden kann. Nicht äussere Umstände entscheiden hier in erster Linie, wenn sie auch sehr wohl im Stande sind, eine Entwicklungs-Tendenz zurückzuhalten, sondern eben die von Alters her ererbte Entwicklungs-Tendenz selbst. Die Polzellen der Insekten werden nicht deshalb zu Geschlechtszellen, weil äussere Umstände sie dazu zwingen, sondern weil die zwei zuerst sich abschnürenden Furchungskugeln diese Entwicklungs-Tendenz in sich tragen. So tragen bei Moina vielleicht die Furchungskugeln No. 20 bei andern Arten die No. 1020, bei noch andern etwa No. 100,020 diese Tendenz in sich. Ich will damit nicht sagen, dass die Differenzirung der Geschlechtszellen, auch wenn sie sehr spät erfolgt, noch ganz genau an eine bestimmte Zellen-Generationszahl unabänderlich geknüpft sei, ich glaube vielmehr, dass man starke individuelle Variationen, sowie auch Beeinflussbarkeit durch äussere Umstände um so mehr zugeben muss, je weiter sich die Abtrennung der Sexual-Molekülgruppen von den somatischen Molekülgruppen hinausschiebt, aber im Wesentlichen und unter den angedeuteten Schwankungen wird man allerdings sich vorstellen müssen, dass die Vererbung der Differenzirungs-Tendenz an bestimmte, wenn auch oft sehr zahlreiche Zellgenerationen geknüpft ist.

Ich halte es für jetzt nicht erspriesslich, in weitere Spekulationen darüber einzutreten, wie man sich etwa die angenommenen „Sexual-Molekel" vorzustellen habe, ob sie sich vermehren oder vielleicht unbegrenzt vertheilen können u. s. w. Ich wollte mit diesem theoretischen Bild nur zeigen, in welcher Weise es denkbar ist, dass die Sonderung von „Propagations-Zellen" von den „somatischen Zellen" noch in sehr später Zeit erfolgen kann, wenn längst der Körper des Individuums sich aus dem Ei aufgebaut hat, ja wenn bereits zahlreiche neue Individuen durch Knospen von jenem ersten hervorgegangen sind, und keine Zellen mehr in der ganzen Kolonie enthalten sind, welche nicht in irgend einem Grade schon histologisch differenzirt wären. Man braucht nur anzunehmen, dass Moleküle mit der Entwicklungs-Tendenz der Propagations-Zellen neben solchen mit der Entwicklungs-Tendenz der somatischen Zellen längere Zeit als sonst in denselben Zellen vereinigt bleiben.

Zum Ueberfluss möchte ich noch an die entsprechenden Verhältnisse bei den höheren Pflanzen erinnern. Sie verhalten sich ganz ähnlich wie die Hydroiden. Auch bei ihnen bilden sich die Sexualzellen erst sehr spät, wenn die Pflanze schon Hunderte oder gar Tausende von Zellgenerationen hervorgebracht hat, die alle bis zu einem gewissen Grad histologisch differenzirt sind. Unter diesen ist die spätere Eizelle oder Pollenzelle noch nicht zu erkennen, und es lässt sich feststellen, dass sie auch überhaupt noch nicht vorhanden ist. Sie entsteht erst in der Blüthenknospe und wie diese selbst aus den Zellen des Triebes, von dem die Knospe hervorsprosst, d. h. also aus jungen Zellgenerationen. Es sind also auch hier jugendliche, von somatischen Zellen abstammende Zellen, welche das Material zur Differenzirung der Geschlechtszellen abgeben. Immer wird und muss das thatsächliche Eintreten dieser Differenzirung von der Erfüllung gewisser äusserer Bedingungen abhängen, so vor Allem von dem richtigen Ernährungsgrad, zuweilen aber auch von viel specielleren Bedingungen. Bei manchen Phanerogamen differenzirt sich die Eizelle in der weiblichen Knospe erst nach und in Folge der Bestäubung, d. h. in Folge des Eindringens des Pollenschlauchs; so bei der Haselnuss, bei welcher die Bestäubung im Februar vor sich geht, das Ei des Fruchtknotens sich aber erst im Mai bildet und bis dahin der Fruchtknoten eine ganz gleichartige Masse von Zellen ist, von welcher keine sich im Voraus als das künftige Ei bezeichnen lässt. Bei vielen, namentlich

tropischen Orchideen verhält es sich ähnlich. Bleibt die Bestäubung aus, so bildet sich auch keine Eizelle!

Der letztere Fall, dass die Keimzellen durch hinderliche äussere Bedingungen nicht zur Differenzirung gelangen, kann durch Erfahrungen an Phanerogamen noch vielfach belegt werden. So ist es eine sehr gewöhnliche, auch dem Laien bekannte Erscheinung, dass Blüthenknospen durch zu starke Wässerung oder Düngung zu vegetativen Sprossen, zu Stengeln und Blättern auswachsen.

Nach alledem wird es keinem Zweifel unterliegen können, dass die Keimzellen sehr wohl erst dann zur Differenzirung und Abtrennung von den somatischen Zellen gelangen können, wenn die Keimblätter längst angelegt und ausgebildet sind, und man wird der Ansicht einer „absoluten Unabhängigkeit der Geschlechtszellen" von den Keimblättern, wie sie *Nussbaum* für wahrscheinlich hält, als einem allgemeinen Gesetz nicht zustimmen können. Bei den Hydroiden entstehen die Geschlechtszellen, soweit wir bis jetzt sehen, sogar immer aus den Elementen eines Keimblatts; es sind nicht blosse fremde Einlagerungen in ein Keimblatt, sondern Abkömmlinge, Theilungsprodukte desselben. Damit komme ich auf den Ausgangspunkt dieser ganzen Untersuchungsreihe zurück, auf die Frage, aus welchem Keimblatt die Sexualzellen hervorgehen, und ob überhaupt eine einheitliche Abstammung bei Hydroiden und Siphonophoren angenommen werden darf.

Ich möchte vorausschicken, dass mir diese einheitliche Abstammung nicht schon von vornherein als ein theoretisches Postulat erscheint. Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass bei den meisten höheren Thiergruppen die Trennung der Geschlechtszellen schon in die Embryonalzeit fällt und in manchen Fällen vor die Sonderung der Keimblätter. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dies sogar die primäre, bei den ältesten Metazoen schon bestehende Einrichtung war, jedenfalls ist es denkbar, dass die Vorfahren der heutigen Hydromedusen ihre Geschlechtszellen schon in so früher Zeit abtrennten und dann stünde der weiteren Annahme Nichts im Wege, dass bei den Nachkommen eine Verschiebung der Abtrennung in das nachembryonale Leben auf zweierlei Wegen erfolgt sei, bei einem Theil nämlich innerhalb des Entoderms, bei einem andern innerhalb des Ektoderms. Wir hätten dann die „Ekto- und Entocarpen" der Brüder *Hertwig,* nur innerhalb einer engeren Gruppe.

Wenn dies aber auch theoretisch denkbar ist, so sprechen doch die vorliegenden Thatsachen nicht dafür, diese vielmehr deuten darauf hin, dass schon bei den ältesten Hydroiden die Geschlechtszellen sich von Ektodermzellen ablösten und dass eine andre Wurzel ihres Ursprungs weder bei ihnen noch bei den Siphonophoren mitspielt.

Bei den Arten mit ektodermaler Keimstätte bedarf dies keines weiteren Beweises, denn bei ihnen konnte stets durch Beobachtung festgestellt werden, dass ihre Keimzellen nicht nur im Ektoderm entstehen, sondern auch aus Abkömmlingen von Ektodermzellen. Dahin gehören von den untersuchten Arten alle Formen, deren Geschlechtsknospen zu freilebenden Medusen werden, mit einziger Ausnahme der weiblichen Podocoryne, und möglicherweise der weiblichen Obelia und Clytia; sodann die männliche Clava und Campanularia, das weibliche Eudendrium racemosum und beide Geschlechter von Cladocoryne, Heterocordyle, Pennaria und Tubularia.

Bei allen andern liegt die Keimstätte im Entoderm und zwar von den Hydroidpolypen, die ich zunächst allein ins Auge fasse, bei der weiblichen Clava, Campanularia und Podocoryne, beim männlichen Eudendrium racemosum und bei beiden Geschlechtern von Coryne, Hydractinia, Eudendrium capillare, Gonothyraea, Opercularella, Halecium, Sertularia, Sertularella, Antennularia, Plumularia und Aglaophenia. Entodermale Keimstätte besitzen somit sämmtliche untersuchte Sertulariden und Plumulariden, während bei Campanulariden und Tubulariden beiderlei Keimstätten vorkommen.

Es ist im ersten Abschnitt des allgemeinen Theils dargelegt worden, wie diese Entstehung der Keimzellen im Entoderm aufzufassen ist. Ich will hier nicht die ganze Theorie von der Keimstätte-Verschiebung wiederholen, wohl aber den Grad von Wahrscheinlichkeit prüfen, den wir ihr zuerkennen dürfen und den Umkreis und Bereich zu bestimmen suchen, innerhalb dessen sie Gültigkeit beanspruchen kann.

Es sind hauptsächlich zwei Momente, welche für die Richtigkeit dieser Auslegung der Thatsachen eintreten, diese sind einmal der Parallelismus zwischen Keimstätte-Verschiebung und Medusen-Rückbildung und zweitens das verschiedne Verhalten nächster Verwandten in Bezug auf Beides, ja sogar nicht selten der beiden Geschlechter ein und derselben Art.

Was den ersten Punkt betrifft, so finden wir, dass die angenommene Verschiebung der Keimstätte im Allgemeinen der Rückbildung der Medusen zu Gonophoren und Sporophoren parallel läuft; je grösser die Rückbildung ist, um so stärker ist auch die Verschiebung. Mit dem Beginn der Rückbildung der Meduse beginnt auch die Verschiebung der Keimstätte und wenn auch die Rückbildung nicht immer genau gleichen Schritt hält mit der Keimstätte-Verschiebung, sondern bald die eine, bald die andere rückläufige Bewegung die raschere ist, so findet sich doch kein Fall, der dem innern Zusammenhang der Erscheinungen widerspräche. Ich lasse eine tabellarische Zusammenstellung der untersuchten Arten hier folgen und unterscheide folgende Stadien der Keimstätte-Verschiebung, einerlei ob dieselbe im Ektoderm oder im Entoderm stattgefunden hat:

Stadium —1: Keimstätte an den Radiärkanälen.
Stadium 1: Keimstätte im Ektoderm des Manubrium.
Stadium 2: Keimstätte im Glockenkern.
Stadium 3: Keimstätte im Entoderm der Gonophoren-Knospe.
Stadium 4: Keimstätte im Blastostyl oder Hydranthen 1. Ordnung.
Stadium 5: Keimstätte im Hydranthen zweiter Ordnung (vom Gonophor aus gerechnet).
Stadium 6: Keimstätte im Hydranthen dritter Ordnung.

Weiter unterscheide ich folgende Stadien oder Grade der Medusen-Rückbildung:

Stadium I: frei lebende und sich selbst ernährende Medusen.
Stadium II: Medusoide mit Glockengefässen, aber ohne Randtentakel, meist auch ohne Velum und Sinneskörper, Manubrium ohne Mund; lösen sich meist in reifem Zustand los; Pennaria, Hippopodius, Galeolaria.
Stadium III: sessile Medusoide, Glocke meist ohne, oder mit unvollkommenen Gefässen, aber mit Glockenmund und Glockenhöhle; Tubularia, weibliche Cladocoryne, weibliche Forskalia.
Stadium IV: sessile Gonophoren, deren Glockenwand noch mit Entodermlamelle und zwei Ektodermschichten aber ohne Kanäle und Glockenmund, das Manubrium unmittelbar umschliessend; Clava, Hydractinia, Plumularia, Halecium halecinum.
Stadium V: sessile Gonophoren, deren Wand nur unvollständig die Medusenschichten enthält; weibliche Campanularia, Opercularella, Halecium.
Stadium VI: sessile Gonophoren ohne jede Spur medusoiden Baues (Sporophoren); Heterocordyle Cordylophora, männliche Campanularia.

Es ergibt sich nun danach folgende Tabelle:

	Keimstätte-Stadium.	Gonophoren-Stadium.
Dendroclava	1	I
Clava, Männchen	2	IV
Clava, Weibchen	4	IV
Cordylophora, Männchen	4	VI
Cordylophora, Weibchen	5	VI
Syncoryne	1	I
Coryne	3	IV
Cladocoryne, Männchen	2	IV
Cladocoryne, Weibchen	1	III
Podocoryne, Männchen	1	I
Podocoryne, Weibchen	3	I
Hydractinia	4	IV
Bougainvillea	1	I
Perigonimus	1	I
Pachycordyle, Männchen	4	IV
Heterocordyle	4	VI
Eudendrium, Männchen	5	IV
Eudendrium, Weibchen	6	VI
Pennaria	2	II
Corymorpha	1	I
Tubularia	2	II
Cladonema	1	I
Obelia*)	1 (?)	I
Clytia*)	1 (?)	I
Gonothyraea, Männchen	5	II
Gonothyraea, Weibchen	5	II
Campanularia, Männchen	5	VI
Campanularia, Weibchen	5	V
Opercularella beide Geschlechter	5	V
Halecium tenellum beide Geschlechter	5	V
Halecium halecinum, Weibchen	5	V
Sertularia	5	IV
Sertularella	5	Gänzliche Rückbildung des Gonophors.
Antennularia	5	IV
Plumularia	5 dann 4	IV
Aglaophenia	5	VI

*) Bei Obelia und Clytia ist es zweifelhaft, ob die Keimstätte am Fuss des Manubrium oder schon an den Radiärkanälen liegt.

	Keimstätte-Stadium.	Gonophoren-Stadium.
Velella	1	I
Porpita	1	I
Galeolaria, Weibchen	4	II
Hippopodius	4	II
Agalma	4	II
Forskalia	4	III

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass im Allgemeinen in der That die Keimstätte-Verschiebung und die Medusen-Rückbildung Hand in Hand gehen. Zwei Thatsachen sind vor Allem hervorzuheben: erstens dass bei keiner wirklichen Meduse die Keimstätte weiter zurück liegt, als höchstens im Entoderm der Gonophoren-Knospe und dass auch dieses nur bei der weiblichen Podocoryne vorkommt, und zweitens, dass Arten mit gänzlich rückgebildeten Gonophoren niemals die Keimstätte im Gonophor haben. Das erste Stadium des Gonophors verbindet sich in der überaus grossen Mehrzahl der Fälle mit dem ersten Stadium der Keimstätte, und die beiden letzten Stadien der Gonophor-Rückbildung erscheinen beinahe immer in Verbindung mit den beiden letzten Stadien der Keimstätte-Verschiebung, nur in einem Fall (Heterocordyle) in Verbindung mit dem vierten Stadium derselben. Eine vollständige Congruenz der beiderseitigen Stadien ist aber auch nicht zu erwarten, denn die phyletischen Veränderungen des Gonophors und der Keimstätte hängen nicht direkt voneinander ab, sondern gehen nur aus denselben allgemeinen Motiven hervor. Die Veränderungen der Gonophoren sind wesentlich Vereinfachungen durch Wegfall überflüssig gewordner Theile, wie des Velums, der Sinnesorgane, Randtentakel, später auch der Gefässe, noch später der Glockenhöhle u. s. w. Dies musste im Allgemeinen deshalb den Verschiebungen der Keimstätte parallel laufen, weil die frühere Reife der Geschlechtszellen, welche durch die Verschiebung erzielt wurde, zugleich die Nothwendigkeit der Ablösung der Medusen vom Stock in Wegfall brachte. Da aber das Sitzenbleiben der Medusen an und für sich noch nicht nothwendig eine weitergehende Rückbildung in sich schloss, so brauchte die Verschiebung nicht unter allen Umständen von dem entsprechenden Rückbildungsgrad der Meduse begleitet zu sein. Gewisse Theile der Meduse, wie z. B. die Randtentakeln konnten in einzelnen Fällen auch beim sessilen Gonophor noch Verwendung finden und dann blieben sie erhalten. So erklärt es sich, dass wir bei Gonothyraea das Gonophor auf Stadium II finden, obgleich die Keimstätte-Verschiebung sich auf Stadium 5 befindet; die Medusenglocke wird hier als geräumige Brutstätte beibehalten und ich suchte wahrscheinlich zu machen, dass die in diesem einzigen Fall bei einem sessilen Gonophor beibehaltenen Randtentakeln eine Funktion bei der Befruchtung übernehmen. Dass auch im männlichen Geschlecht die Meconidium-Form, wenn auch in reducirter Form beibehalten worden ist, wird wohl aus dem Einfluss des weiblichen Geschlechts zu erklären sein, der hier zur Geltung kommen konnte, weil ihm kein stärker rückbildendes Motiv entgegenarbeitete, wie es z. B. der Fall gewesen sein würde, wenn die Verschiebung der Keimstätte beim männlichen Geschlecht im Ektoderm, statt im Entoderm vor sich gegangen wäre. Es wurde oben gezeigt, dass damit nothwendig ein Aufgeben des medusoiden Baues des Gonophors verbunden ist.

Aus diesem Umstand erklärt es sich auch, warum bei Arten mit nur mässiger Keimstätte-Ver-

schiebung (Stadium 4), dennoch die Gonophoren jede Spur medusoiden Baues verloren haben können. So verhält es sich bei Heterocordyle, aber bei dieser Art liegt eben die Keimstätte im Ektoderm. Cordylophora dagegen zeigt, dass die Keimstätte-Verschiebung noch weiter gehen kann, wenn auch das Gonophor schon den äussersten Grad der Rückbildung erreicht hat; sie stellt zugleich einen jener Fälle dar, in welchen die Verschiebung im weiblichen Geschlecht weiter vorgeschritten ist, als im männlichen. Dasselbe kann auf jedem Stadium der Gonophoren-Bildung vorkommen; so bringt Podocoryne Medusen in beiden Geschlechtern hervor, und zeigt Stadium 1 der männlichen, Stadium 3 der weiblichen Keimstätte. Die Erklärung warum in manchen Fällen die weibliche Keimstätte voraneilt habe ich oben versucht. Bei Clava ist es ebenso, die Gonophoren stehen auf demselben Stadium, die Keimstätten auf verschiednen.

Wenn aber in diesen Abweichungen von einem vollkommenen Parallelismus der Gonophoren- und Keimstätte-Umwandlungen Nichts enthalten ist, was gegen die versuchte Deutung der Thatsachen spricht, so bietet der Vergleich beider phyletischer Bewegungen auf der andern Seite eine Reihe von Daten, welche keine andere Deutung zulassen. Dahin rechne ich das Verhalten der oben als „correspondirende" bezeichneten Arten in Verbindung mit den Fällen verschiednen Stadiums der Keimstätte in den beiden Geschlechtern derselben Art. In solchen Fällen sind es immer dicht nebeneinander liegende Stadien der Keimstätte-Verschiebung, welche sich bei beiden Geschlechtern finden, und auch correspondirende Arten stellen gewissermassen zusammenhängende Stücke aus der Verschiebungsgeschichte der Keimstätte dar. Solche Reihen liefern Podocoryne Männchen, Podocoryne Weibchen und Hydractinia; Dendroclava, Clava Männchen und Clava Weibchen; Syncoryne und Cladocoryne Weibchen, Cladocoryne Männchen und Coryne; Corymorpha und Tubularia, Obelia, Gonothyraea und Campanularia-Weibchen. Aehnliche Fälle wird die Zukunft noch viele kennen lehren, wenn glücklichere Nachfolger auf diesem Gebiet über ein reicheres Material correspondirender Formen verfügen werden, als es mir zu Gebot stand. Immerhin aber enthält auch das hier vorgelegte Material Thatsachen genug, welche zur Evidenz beweisen, dass die Verschiedenheiten in der Lage der Keimstätte keine willkürlichen oder zufälligen sind, dass die Keimstätte keine Sprünge macht, bald hier und bald da auftaucht, sondern dass sie sich langsam und in vorwiegend centripetaler Richtung verschoben hat.

Wenn dem nun so ist, so bleibt auch für die Erklärung der Verschiebung der Keimstätte aus dem Ektoderm ins Entoderm keine andere Möglichkeit, als die oben angenommene einer jedesmaligen Auswanderung der Ur-Keimzellen aus dem Ektoderm ins Entoderm. Bei Podocoryne liegt die männliche Keimstätte heute noch im Ektoderm des Manubrium, die weibliche aber im Entoderm der Gonophoren-Knospe. Wenn einmal feststeht, dass die letztere Lagerstätte aus der ersteren hervorgegangen ist, wie anders wollte man es erklären, dass nun plötzlich Zellen des Entoderms die Funktion übernommen hätten, welche vorher jene Ektodermzellen besassen? Ja, wenn bei irgend einer Art es vorkäme, dass an beliebigen Stellen des Stockes, bald im Ektoderm, bald im Entoderm Zellen sich zu Keimzellen differenzirten! Aber grade dies kommt nirgends vor; aus allen hier mitgetheilten Daten geht hervor, dass die Keimstätte bei allen heutigen Arten etwas durchaus fest lokalisirtes ist, und was heisst dies Anderes, als dass bestimmte Zellgenerationen allein die Fähigkeit besitzen, Geschlechtszellen hervorzubringen, dass somit ein strenges Vererbungsgesetz hier herrscht und Nichts weniger, als Willkür und Zufall? Wie sollten aber unter solchen Umständen Entodermzellen einer Gonophoren-Knospe die vererbten Anlagen von Ektodermzellen dieser Knospe übernehmen können? Eine lange Reihe von Zellgenerationen trennt zwei Zellen, von denen die eine auf

der ektodermalen, die andre, als ächte Entodermzelle entstandene, auf der entodermalen Seite der Stützlamelle dicht beisammen liegt; sie hängen nur an der Wurzel des ganzen Polypenstocks zusammen, d. h. im Furchungsprocess des Eies, aus welchem der erste Hydranth der Kolonie hervorging. Wie und wodurch sollte es nun möglich werden, dass plötzlich die Entodermzelle sich zur Geschlechtszelle differenzirte, wie es bisher die Ektodermzelle gethan hatte? Es ist nicht zuviel gesagt, wenn man etwas Derartiges gradezu als unmöglich bezeichnet. Wenn also im Entoderm der betreffenden Gonophoren-Knospe Zellen die Eigenschaft zeigen, sich zu Keimzellen zu differenziren, so ist der Schluss unabweislich, dass sie vom Ektoderm aus eingewandert sein müssen, mag dies durch Beobachtung bestätigt werden können, oder nicht.

Ich wiederhole deshalb auch nicht im Einzelnen was an Beobachtungen beigebracht werden konnte, welche für eine solche Wanderung sprechen, sondern erinnere nur im Allgemeinen daran, dass bei allen Hydroiden mit entodermaler Keimstätte ein bestimmter Nachweis entodermaler Abkunft der Keimzellen nicht erbracht werden konnte, dass bei allen ohne Ausnahme schon die jüngsten noch undifferenzirten oder erst im Beginn der Differenzirung stehenden Keimzellen in der Tiefe des Entoderms lagen, bedeckt von einer Epithelschicht, und dass in vielen Fällen diesen undifferenzirten Keimzellen ähnliche Zellen an denselben Stellen auch im Ektoderm vorkommen. Wir werden also jetzt das Recht haben vom allgemeinen Standpunkt aus die bisher offen gelassene Alternative des einzelnen Falles zu entscheiden und zwar dahin, dass in allen diesen Fällen die im Entoderm zu Keimzellen werdenden Elemente an Ort und Stelle aus dem Ektoderm eingewandert sind.

Dieser Schluss muss Gültigkeit besitzen für alle Hydroiden, deren Gonophoren ihrem Bau, ihrer Entstehung, oder ihrer Verwandtschaft nach von Medusen abgeleitet werden müssen, d. h. unter den hier behandelten Arten für alle Arten mit entodermaler Keimstätte mit einziger Ausnahme von Corydendrium parasiticum. Der Fall dieser Art ist oben schon besprochen worden und ich kann hier höchstens noch hinzufügen, dass das ganz ähnliche Verhalten der jungen Keimzellen im Entoderm, wie es für die andern Arten gekennzeichnet wurde, den Gedanken nahe legt, dass auch hier die Keimzellen ektodermaler Abkunft sein möchten. Ist dies aber der Fall, dann wird auch Corydendrium zu den Arten mit Gonophoren medusoider Abstammung gezählt werden müssen, denn nur unter dieser Annahme liesse sich verstehen, aus welchem Motiv die Keimstätte hier ins Entoderm verlegt ist. Wir müssen dann die Sporophoren von Corydendrium als gänzlich rückgebildete Medusen mit nachfolgender eigenthümlicher Umgestaltung auffassen. Dann gäbe es also überhaupt keine polypoiden Gonophoren[1]).

Es fragt sich zuletzt, in wie weit die obigen Schlussfolgen auf die Siphonophoren angewendet werden dürfen. Dass derselbe Rückbildungsprocess von freien Medusen als Geschlechtsthieren zu sessilen Gonophoren auch hier vorliegt unterliegt keinem Zweifel, und auch das steht fest, dass das Ektoderm des Manubriums die ursprüngliche Keim- und Reifungsstätte der Gonaden ist. Selbst wenn man die Discoideen als eine aberrante Gruppe betrachten, und nicht als Beweismaterial für die übrigen Siphonophoren zulassen wollte, würde dies doch aus dem Umstand hervorgehen, dass die Keimzellen bei allen Arten mit verschobener Keimstätte heute noch nach dem Ektoderm des Manubriums als ihrer Reifungsstätte hinwandern. Dass diese Wanderungen aber hier so gut, wie bei den

1) Vergleiche: Seite 291 unten.

Hydroidpolypen als historische Reminiscenzen angesehen werden müssen, wird schwerlich zu bestreiten sein, wie denn auch jeder Gedanke, die phyletische Entwicklung möge hier den umgekehrten Weg wie bei den Hydroidpolypen genommen haben, also vom Gonophor zur Meduse schon einfach dadurch widerlegt wird, dass alle Gonophoren sich mittelst eines Glockenkerns entwickeln, eines Embryonal-Gebildes, welches die Abstammung von Medusen schon voraussetzt. Dann aber ist der Schluss unvermeidlich, dass auch hier die Entstehung der Keimzellen aus Entodermzellen nur scheinbar ist, dass aber in Wahrheit die Keimzellen ektodermaler Abkunft sind. Dennoch verhält sich hier die Keimstätte anders, als bei allen Hydroidpolypen. In den jüngsten Anlagen der Geschlechts-Trauben wird das Entoderm aus geschichteten und noch völlig undifferenzirten Zellen gebildet, und erst allmälig tritt Differenzirung — einerseits in Geschlechtszellen, andererseits in Epithelzellen — ein und zwar nicht so, dass von vornherein die Geschlechtszellen von den Epithelzellen bedeckt werden, wie bei den Hydroidpolypen. Die beiderlei Zellen liegen anfänglich noch völlig durcheinander, und ich habe deshalb auch bisher nicht Anstand genommen diesem Sachverhalt gemäss ganz objektiv zu sagen, die Geschlechtszellen differenziren sich hier aus Elementen des Entoderms.

Nichtsdestoweniger müssen dennoch die Zellen, aus welchen sie sich differenziren ektodermaler Abkunft sein. Es fragt sich nur, wie weit die Stelle des Uebertritts aus dem Ektoderm ins Entoderm zurück liegt, örtlich genommen. Darauf könnten nur erneuerte Untersuchungen Antwort geben. Bestimmt lässt sich für jetzt wie mir scheint, nur soviel sagen, dass der Uebertritt nicht erst in der Geschlechtsknospen-Anlage erfolgt; soweit wenigstens meine Erfahrungen reichen, ist in ihnen das Ektoderm stets einschichtig und kann somit keine Zellen an das Entoderm abgeben. Der Hauptunterschied der entodermalen Keimstätte dieser Siphonophoren und der entodermalen Keimstätte eines Hydroidpolypen besteht in dem rein embryonalen Charakter der Ersteren. Alle Zellen der Geschlechtsanlage sind noch undifferenzirt, nicht nur die Keim- sondern auch die Epithelzellen, während bei den Hydroidpolypen die Keimzellen allein die gewissermassen embryonalen Elemente sind, welche in die mehr oder minder differenzirte Epithelschicht eindringen. Bei Siphonophoren lässt sich ein solches Eindringen fremder Elemente in die Keimzone nicht erkennen, die Zellen sind anfänglich so gleichartig, dass man ihre zukünftige Bestimmung nicht voraussagen kann.

Es drängt sich hier eine Frage auf, der ich bisher noch ausgewichen bin, die Frage nämlich ob es überhaupt denkbar ist, dass die Ur-Keimzellen schon früher als in der Keimzone ins Entoderm übertreten, und wie weit überhaupt die Verschiebung der Keimstätte gehen kann? könnte sie unter Umständen bis in die Embryonalzeit zurückgehen, so wäre eine wirkliche Uebertragung der Sexual-Molokel auf das Entoderm denkbar.

Wenn wirklich das Hauptmotiv der Keimstätte-Verschiebung in einer Beschleunigung der Geschlechtsreife liegt, dann wird man nicht annehmen können, dass der Uebertritt der Ur-Keimzellen ins Entoderm schon erheblich früher, d. h. also in älteren Theilen des Stockes geschehe, als in der Keimzone selbst, denn es hätte keinen Sinn, dass die Ur-Keimzellen erst noch eine längere Reise im Entoderm machen müssten, ehe ihre Vermehrung und Differenzirung einträte; eine Beschleunigung der Geschlechtsreife würde dadurch jedenfalls nicht erzielt.

Was den zweiten Punkt anlangt, so würde man sich die Grenze des Verschiebungs-Processes erreicht denken müssen, sobald die Beschleunigung der Geschlechtsreife soweit gesteigert ist, als es überhaupt von Vortheil für die betreffende Art ist. Es lässt sich nun aber kaum ein Fall ausdenken, indem es vortheilhaft sein könnte, dass sich die Verschiebung bis in die Furchung des ersten Polypen

einer Kolonie fortsetzen sollte, und ebensowenig ist irgend ein thatsächlicher Anhalt zu einer solchen Annahme vorhanden. Um aber die Uebertragung der Keimzellen-Differenzirung von Ektodermzellen auf wirkliche Entodermzellen zu bewirken, wäre stets ein Zurückrücken der Differenzirungszeit bis vor die Anlage der Keimblätter unerlässlich, andernfalls würden zwar sehr wohl Zellen die im Entoderm liegen die Rolle der Ur-Keimzellen übernehmen können, sie selbst aber würden nach wie vor von Ektodermzellen abstammen.

Ein Zurückschieben der Keimstätte bis in die Furchung des Eies wäre unter den Hydroiden nur bei solchen Medusen-Arten denkbar, welche den Generationswechsel aufgegeben haben und sich direkt fortpflanzen. Gesetzt nämlich, es könnte sich auch bei diesen Umständen das Bedürfniss einer möglichst beschleunigten Geschlechtsreife einstellen, so würde demselben nur durch eine zeitliche Verschiebung der Trennung von Propagations- und somatischen Zellen in die Embryogenese genügt werden können. Sobald aber dieser Zeitpunkt vor die Trennung der Keimblätter zu liegen käme, wäre für eine etwa später wieder eintretende Verschiebung in umgekehrtem Sinn die Bahn frei, d. h. diese könnte dann caeteris paribus ebensogut im Anschluss an die Entoderm- als an die Ektodermkeime erfolgen; wie vorher Ektodermzellen die Träger der Sexual-Molekülgruppen waren, so könnten es jetzt — falls sonst Gründe dafür vorliegen — Entodermzellen werden. Auf diese Weise allein scheint mir eine wirkliche Verlegung der Keimzellenbildung aus dem Ektoderm ins Entoderm theoretisch denkbar.

Dass aber die Verhältnisse der Keimzellen-Bildung bei Siphonophoren auf diesem Wege erklärt werden könnten, muss entschieden in Abrede gestellt werden. Allerdings macht die Entwicklungsgeschichte es wahrscheinlich, dass die Siphonophoren nicht, wie man früher glaubte von Polypenstöcken direkt abzuleiten sind, sondern von Medusen, allein diese Medusen müssen eine ektodermale Keimstätte gehabt haben, da heute noch bei allen Siphonophoren mit wirklichen Medusen als Geschlechtsthieren die Gonaden im Ektoderm des Manubriums liegen, und da auch bei eingetretener Rückbildung derselben zu sessilen Gonophoren diese Lage beibehalten wird. Es bleibt deshalb Nichts übrig, als die Annahme, dass die gleichartige Masse von Entodermzellen, welche bei Physophoriden und Calycophoriden die Sexual-Anlage darstellen, doch nur scheinbar einheitlich ist, in Wahrheit aber zusammengesetzt aus wirklichen, aber noch undifferenzirten Entodermzellen und aus den ebenfalls noch undifferenzirten Abkömmlingen aus dem Ektoderm eingewanderter Ur-Keimzellen. Die Möglichkeit, den Nachweis einer solchen Einwanderung zu führen, scheint mir auch keineswegs ausgeschlossen, wenn man die Untersuchung auf noch jüngere Entwicklungsstadien ausdehnt, als sie sich mir bisher dargeboten haben.

So bliebe denn in Bezug auf Abkunft der Keimzellen von allen Hydroiden und Siphonophoren nur die Gattung Corydendrium als zweifelhaft übrig. Es ist nun wohl äusserst unwahrscheinlich, dass diese allein ihre Keimzellen auf ganz anderm Wege bezogen haben sollte, als sämmtliche übrige Hydroiden. Wohl könnte man sie als eine aus der vor-medusoiden Zeit übriggebliebene Art nehmen, allein auch dann würde man eine Uebereinstimmung in diesem wichtigen Punkt mit den übrigen Arten erwarten müssen, da Corydendrium doch nicht so weit von andern Arten in Bezug auf ihren ganzen übrigen Bau absteht, vielmehr unzweifelhaft entweder den Claviden zugezählt werden muss, oder doch ihnen ganz nahe steht. Wenn man dazu noch nimmt, dass die Beobachtung keinen sichern Anhalt für die Abspaltung von Entodermzellen ergab, wohl aber Anhaltspunkte für eine Einwanderung der Ur-Keimzellen aus dem Ektoderm, so wird man wohl zugeben, dass auch hier eine ektodermale Abkunft kaum in Abrede zu stellen ist.

Danach würden wir also in Bezug auf die Abkunft der Keimzellen bei Hydroiden und Siphonophoren dahin geführt, ganz allgemein eine ektodermale Abkunft für sie anzunehmen, mag die Keimstätte im Ektoderm oder im Entoderm liegen, mögen sie in der einen oder der andern Körperschicht zur Reife gelangen. Als ich vor Jahren zuerst die Beobachtung der coenosarcalen Entstehung der Eizellen bei gewissen Arten gemacht hatte und dabei die Keimzellen im Entoderm sich differenziren sah, glaubte ich nicht, dass sich die Eintheilung der Coelenteraten in Ektocarpen und Entocarpen, wie sie die Brüder *Hertwig*[1]) bald nachher vorschlugen, werde halten lassen, und die Urheber dieses Vorschlags werden vielleicht ebenso gedacht haben. Jetzt aber, nachdem sich gezeigt hat, dass in allen diesen Fällen nur die Keimstätte im Entoderm liegt, die Keimzellen selbst aber von Ektodermzellen abstammen, hindert Nichts, diese Idee wieder aufzunehmen und Hydroiden und Siphonophoren zusammen als Ektocarpen zu bezeichnen. Zu diesen würden dann nach *Hertwig*[2]) noch die Ctenophoren zu rechnen sein, und diesen drei Gruppen wären dann als Entocarpen die Anthozoen und Acraspeden gegenüber zu stellen. Dass bei den beiden letztgenannten Gruppen die Keimzellen sich nicht blos scheinbar, sondern wirklich von Entodermzellen aus differenziren, scheint mir aus den Untersuchungen der Brüder *Hertwig* als wahrscheinlich hervorzugehen. Man könnte ja allerdings einwenden, dass diesen Forschern eine Verlagerung der Ur-Keimzellen, wie ich sie für die Hydroiden nachzuweisen suchte, noch nicht bekannt war, die Möglichkeit derselben also auch nicht berücksichtigt werden konnte, allein die Gonaden liegen besonders bei Actinia so weit vom Ektoderm entfernt, dass an einen genetischen Zusammenhang mit den Elementen desselben wohl kaum gedacht werden kann. Immerhin wird eine Ausdehnung der *Hertwig*'schen Untersuchungen auf eine grössere Anzahl von Formen und auf jüngere Entwicklungsstadien erwünscht sein, da man nicht im Voraus sagen kann, wie weit Uebereinstimmung innerhalb einer systematischen Gruppe vorhanden ist. Stellt sie sich, wie ich glauben möchte, als eine vollständige heraus, entstehen wirklich die Keimzellen bei allen Acraspeden und Anthozoen aus Entoderm-Elementen, dann würde dies zu dem Schluss führen, dass diese beiden Klassen als Entocarpen in der That nur an der Wurzel mit den Ektocarpen zusammenhängen. Ich möchte mir diesen Zusammenhang so vorstellen, dass die gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen Thiere ohne Generationswechsel waren, bei welchen die Abtrennung der Sexual- von den somatischen Zellen noch in die Embryonalzeit fiel. Von diesem Punkt aus kann dann eine Zutheilung der Sexual-Molekel an den Ektodermkeim oder den Entodermkeim erfolgt sein. Die Brüder *Hertwig* nehmen als Ausgangsform „einen Polypen etwa von der Form einer Hydra" an, bei welchem „die Geschlechtsprodukte in allen Abschnitten des Körpers, im Entoderm wie im Ektoderm ihren Ursprung nehmen konnten[3])" und leiten dann von dieser Form die beiden Stämme der Coelenteraten dadurch ab, „dass bei einem Theil" jener Ur-Coelenteraten „die Entwicklung der Geschlechtsorgane auf das Entoderm, bei einem andern auf das Ektoderm beschränkt wurde". Nothwendig ist eine solche Annahme — wie oben gezeigt wurde — nicht, auch setzt es — wie *Hertwig* auch selbst annehmen „eine indifferentere Beschaffenheit" jener Organismen voraus „indem die funktionelle und damit auch die histologische Verschiedenartigkeit des Ektoderms und des Entoderms zum grossen Theil noch fehlte". Eine solche Voraussetzung aber scheint mir doch Bedenken zuzulassen. Gewiss haben sich Ektoderm und Entoderm im Laufe der phyletischen Entwicklung immer schärfer histologisch

1) „Actinien".
2) „Ueber den Bau der Ctenophoren". Jena 1880. p. 113.
3) „Actinien" p. 173.

und functionell differenzirt, allein bis zu einem gewissen Grade müssen sie dies von Anfang an gewesen sein, da doch wohl grade auf der verschiednen Funktionirung ihre Entstehung beruht.

Indessen ist dies ein Punkt, über den sich wohl streiten, schwer aber entscheiden lässt. Von Wichtigkeit aber scheint es mir allerdings, dass durch die verschiedne Genese der Keimzellen, die in der Organisation neuerdings immer mehr hervorgetretenen Zeichen verschiedner Abstammung von Craspedoten und Acraspeden wirklich die Stütze erhält, welche ihnen die Brüder *Hertwig* vindicirt hatten, dass die einen als Ektocarpen, die andern als Entocarpen mit Recht bezeichnet werden dürfen.

E. Der Generationswechsel der Hydromedusen.

Es bleibt mir noch übrig die Frage aufzuwerfen, ob etwa die Auffassung des Generationswechsels der Hydromedusen durch die Thatsache der coenosarcalen Entstehung der Geschlechtszellen beeinflusst wird. Man könnte sagen, die Gonophoren oder Medusen, deren Keimzellen sich im Coenosarc des Hydranthen oder des Stockes bilden, ehe sie selbst überhaupt noch vorhanden sind, könnten auch nicht als Geschlechts-Individuen betrachtet werden, und somit liege hier kein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Generationen vor, sondern vielmehr nur die Einrichtung besonderer Brut-Individuen, welche die vom Stock erzeugten Keimzellen vollends zur Reife bringen. Diese Consequenz ist in der That von *de Varenne* [1]) kürzlich gezogen worden. Wenn die Keimzellen bei allen Hydroiden im Coenosarc entstünden, wie der genannte Schriftsteller es annimmt, so könnte man über die Berechtigung einer solchen Auffassung reden. Man würde freilich auch dann nicht zugeben können, dass hier überhaupt kein Generationswechsel vorläge, wohl aber, dass derselbe sich zwischen andern Individuen abspiele, als man bisher angenommen hatte; denn nicht alle Hydranthenstiele oder Stammglieder coenogoner Arten (Plumulariden) bringen Keimzellen hervor, sondern nur ein Theil von ihnen. Diese würden die Geschlechtsthiere, die blos durch Knospung sich vermehrenden Glieder die Ammen vorstellen; bei Arten mit besondern Blastostylen würden diese die Geschlechtsthiere (Hydractinia), die Hydranthen aber und die Hydrorhiza die ungeschlechtliche Generation darstellen.

Die Thatsachen liegen nun aber nicht so. Wie wir gesehen haben, sind die Geschlechtszellen durchaus nicht immer coenogon, sondern in zahlreichen Fällen blastogon, d. h. sie entstehen im Gonophor selbst, und es gibt zahlreiche Fälle, in denen von zwei nachverwandten Arten die eine coenogon, die andre blastogon ist. Da nun ferner bei manchen Arten (z. B. Clava) die weiblichen Keimzellen coenogon, die männlichen blastogon sind, so müsste man nach dieser Theorie die männlichen Gonophoren als Geschlechtsthiere, die weiblichen als ungeschlechtliche Individuen betrachten, obgleich sie denselben Bau besitzen, bei den männlichen Stöcken müsste man ächten Generationswechsel im alten Sinn, bei den weiblichen modernen Generationswechsel zwischen Keimzellen producirenden Hydranthenstielen oder Stammstücken und blos knospenden statuiren. Das wäre nicht nur unbequem, sondern auch unnütz und sinnlos. Den Schlüssel richtigen Verständnisses gibt nicht das Hineinpressen neuer Thatsachen in eine alte Schablone, sondern das Aufsuchen des genetischen Zusammenhangs der Erscheinungen. Wenn wir sehen, dass heute die Keimstätte bei vielen Arten mehr oder weniger weit vom Gonophor zurückgerückt ist, so wissen wir eben auch zugleich, dass sie früher im Gonophor lag, dass dieses früher also das volle Geschlechtsindividuum war, genetisch also der Meduse vollkommen gleichwerthig ist. Ich wüsste nicht, weshalb man diese Modifikation in der Geschlechtszellen-Bildung nicht mit unter dem Namen des Generationswechsels begreifen wollte. Schliesslich sind doch solche

1) „Polypes hydraires" p. 72.

Namen immer nur Mittel, um unserm Gedächtniss das Behalten ähnlicher Vorgänge oder Dinge zu erleichtern, und es ist immer vortheilhafter sie nicht gar zu eng zu umgrenzen, weil sonst zu Wenig unter sie subsummirt werden kann und der Zweck, das Gemeinsame, Aehnliche mit einem Wort umfassen zu können, verfehlt wird. Haben wir Zoologen doch in der traurigen Gattungsmacherei unsrer Systematiker ein deutliches memento, wie zweckwidrig dieses unbegrenzte Zerspalten ist.

Bekanntlich ist in neuester Zeit auch der ehrwürdige Generationswechsel der Salpen in dieser Richtung angezweifelt worden. *Brooks* [1]) machte die interessante Entdeckung, dass die Eizelle der Geschlechts- oder Ketten-Salpen nicht in diesen entsteht, sondern im Stolo prolifer der Amme und schloss daraus, dass die Amme das eigentliche Weibchen, die Ketten-Salpen aber nicht — wie man bisher annahm — Zwitter, sondern einfach Männchen seien, in welche hinein nur das Ei zu vollständiger Reifung abgelegt würde. *Salensky* [2]) bemerkte dagegen, dass ein Ablegen der Eier in andre Individuen hinein sonst nicht beobachtet und dass ausserdem die Darstellung von *Brooks* insofern irrig sei, als nicht — wie dieser Forscher angibt — schon an der Basis des jungen Stolo ein Ovarium liege, sondern vielmehr nur eine Masse undifferenzirter Embryonalzellen, aus welcher das Ovarium der Kettensalpen, aber auch ihr Tractus und Athemsack gebildet würde. Daraufhin erklärte *Salensky* die alte Auffassung vom Generationswechsel beibehalten zu müssen, denn nur dann könne man den Zellklumpen in der Basis des Stolo für den Eierstock der solitären Salpe erklären, wenn er wirklich schon als Eierstock differenzirt sei, und nicht die Differenzirung erst später erfolge und noch andre Theile als der Eierstock aus ihm gebildet würden. *Brooks* [3]) wiederholte darauf seine Untersuchungen an einer grossen neuen Art und fand wieder ein wirkliches Ovarium im Stolo, ein Thatbestand, an dessen Richtigkeit zu zweifeln die beigegebenen Abbildungen kaum zulassen.

Aber ist damit nun auch die Auffassung der Salpen-Fortpflanzung als Generationswechsel widerlegt? Ich glaube nur dann, wenn nachgewiesen würde, dass die im Stolo enthaltnen Eizellen in einer früheren phyletischen Periode in der Amme selbst lagen und reiften, oder kürzer, dass sie früher der Eierstock der Solitär-Salze waren und im Laufe der Entwicklung aus ihr herausgerückt sind. Mir scheint aber die umgekehrte Annahme sehr viel wahrscheinlicher, dass diese Eizellen in einer früheren Periode in den Kettensalpen lagen, später aber, um ihre Reifung zu beschleunigen, in den Stolo gerückt sind. Sie erreichen jetzt dort bereits eine ansehnliche Grösse, ehe sie nur in die Kettensalpe einwandern, in der sie zur Reife gelangen, und es ist ja leicht ersichtlich, dass hier in der möglichst raschen Reifung des einen Eies ein erheblicher Vortheil liegen musste. Es kann, wie mir scheint, gar kein Zweifel darüber sein, dass die Entwicklung diesen Weg genommen hat, denn was sollten die Hoden der Kettensalpen bedeuten, wenn die Ovarien ursprünglich der Amme angehört hätten? Wir hätten hier also einen ganz analogen Fall wie bei den Hydroidpolypen mit coenosarcaler Entstehung der Geschlechtszellen: eine phyletische Rückwärts-Verschiebung der Keimstätte in früher auftretende Theile. Wie dort zuweilen die männliche Keimstätte diesen Verschiebungsprocess schwächer oder gar nicht mitmacht, so sind auch hier die Spermarien-Anlagen in der Kettensalpe selbst geblieben, wenn sie auch dort schon recht früh sich anlegen, wie wir durch *Salensky* wissen. Dann sind aber die Kettensalpen keine Männchen, in welche von der Solitär-Salpe Eier abgelegt werden, sondern vielmehr Zwitter, deren weibliche Keimstätte in ein früheres ontogenetisches Stadium zurückgerückt ist und früher angelegt wird als das übrige Thier, dann ist die

1) „Bulletin of Compar. Zool., No. 14, 1876." 1876.
2) „Morph. Jahrbuch" Bd. III, 4. 1877.
3) „Studies from the Biolog. Laborat. John Hopkins Univ., Baltimore, Vol. II, p. 301. 1882.

Fortpflanzung der Salpen auch jetzt noch als Generationswechsel zu betrachten. Die Differenzen aber in den Beobachtungen von *Brooks* und *Salensky* werden wohl nicht auf Beobachtungsfehlern beruhen, sondern darauf, dass bei den verschiednen Salpen-Arten der Vorgang der Keimstätte-Verschiebung verschieden weit gediehen ist. Bei der Art, welche *Brooks* beobachtete, differenziren sich die Eizellen schon in der Basis des Stolo, bei der von *Salensky* beobachteten Art erst später; analoge Differenzen finden sich bei den Hydroiden in Menge. So sehen wir, dass die Natur sich um unsere Schemata von Generationswechsel, von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen nicht kümmert, dass sie die Keimstätten je nach Bedürfniss vor oder zurückrückt, und ich glaube nicht zu irren, wenn ich voraussage, dass diese Verschiebungen der Keimstätte an ungemein vielen Stellen des Thierreichs eine erhebliche Rolle gespielt haben und noch spielen. Nicht nur Rückwärts-Verschiebung und in Folge dessen frühere Anlage der Keimzellen werden vorkommen, sondern ebensowohl auch Vorwärtsbewegungen, denn unter Umständen kann zu frühe Anlage der Gonaden ein ganz unnützer Aufwand sein, und es wird ganz von den Lebensbedingungen, dem allgemeinen Wachsthum und tausend andern Bedingungen abhängen, ob und in welcher Richtung eine Verschiebung der Gonaden-Anlage anzustreben ist.

DIE

ENTSTEHUNG DER SEXUALZELLEN

BEI DEN

HYDROMEDUSEN.

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR KENNTNISS

DES BAUES UND DER LEBENSERSCHEINUNGEN

DIESER GRUPPE

VON

Dr. AUGUST WEISMANN

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

ATLAS.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1883.

Erklärung der Tafeln.

Die Figuren sind theils mit einem Mikroskop von *Winkel*, theils mit einem von *Hartnack* gezeichnet, alle mit der Camera lucida entworfen und die Vergrösserung genau angegeben, so dass die Figuren zu Grössenbestimmungen direkt benutzt werden können. Die Vergrösserung 560 bezieht sich auf ein System für homogene Immersion von *Seibert & Krafft*.

Häufig sich wiederholende Abkürzungen.

Blst	Blastostyl	*Gst*	Gonophorenstiel	*Hy*	Hydranth	*ps*	Perisarc
Dkp	Deckenplatte	*Gth*	Gonotheca	*hyp*	Hypostom	*rad*	Radiärkanal
eiz	Eizelle	*Glk*	Glockenkern	*K*	Köpfchen	*rk*	Ringkanal
ekt	Ektoderm	*Glw*	Glockenwand	*kz*	Keimzellen	*spb*	Spermatoblasten
ent	Entoderm	*GlH*	Glockenhöhle	*Kz*	Keimzone	*sp*	Spadix
entl	Entodermlamelle	*Glm*	Glockenmund	*LH*	Leibeshöhle	*st*	Stützlamelle
entk	Entodermkuppe	*H*	Hals	*Man*	Manubrium	*tent*	Tentakel
Gng	Gonangium	*Ho*	Hoden	*nk*	Nesselkapseln	*ukz*	Urkeimzelle
Gph	Gonophor	*Hst*	Hydranthenstiel	*ov*	Eizelle	*ve*	Velum

Tafel I.

Eudendrium capillare.

Figur 1. Optischer Schnitt eines Hydranthen, an dessen Stiel vier Blastostyle (*Blst*) hervorsprossen. Bei *Blst* 3 haben sich die Weichtheile vom Perisarc (*ps*) zurückgezogen; in *Blst* 1 bereits 4 Eizellen, in *Blst* 2 erst zwei, in *Blst* 3 drei Eizellen bereits in der Knospe und zwei andre nahe dem Knospen-Eingang, in *Blst* 4 erst eine Eizelle. Im Coenosarc des Hydranthen-Stiels liegen mehrfach Eizellen, sämmtlich im Entoderm, was in der Zeichnung nur da ausgedrückt werden konnte, wo die Eizelle zufällig grade im optischen Schnitt sich darbot; die andern Eizellen sind oberhalb oder unterhalb der Medianebene liegend zu denken, nicht etwa — wie es bei einigen den Anschein haben könnte — in der Leibeshöhle; zahlreich vorhandne jüngere Eizellen sind weggelassen.

Tinctions-Präparat. Vergrösserung: 51.

Figur 2. Ganz junge weibliche Blastostyl-Knospe, etwa vom Stadium der dritten Knospe auf Fig. 1, am Stiel (*St*) eines reifen Blastostyls hervorsprossend, der grade an dieser Stelle eine fast rechtwinklige Biegung macht. Weichtheile stellenweise von Perisarc (*ps'*) zurückgezogen. Die zwei Eizellen im Innern der Knospe (*ov*) liegen unterhalb der optischen Schnittebne im Entoderm, die zwei im Stamm gelegenen befinden sich oberhalb der Schnittebne.

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 280.

Figur 3. Junges männliches Blastostyl, an welchem sieben Gonophoren (*gph*) hervorgesprosst sind. Im Entoderm derselben erkennt man mehr oder weniger deutlich als helle Flecke zwischen den rothen Entodermzellen die Hoden-Anlagen (*test*); Tentakel fehlen gänzlich.

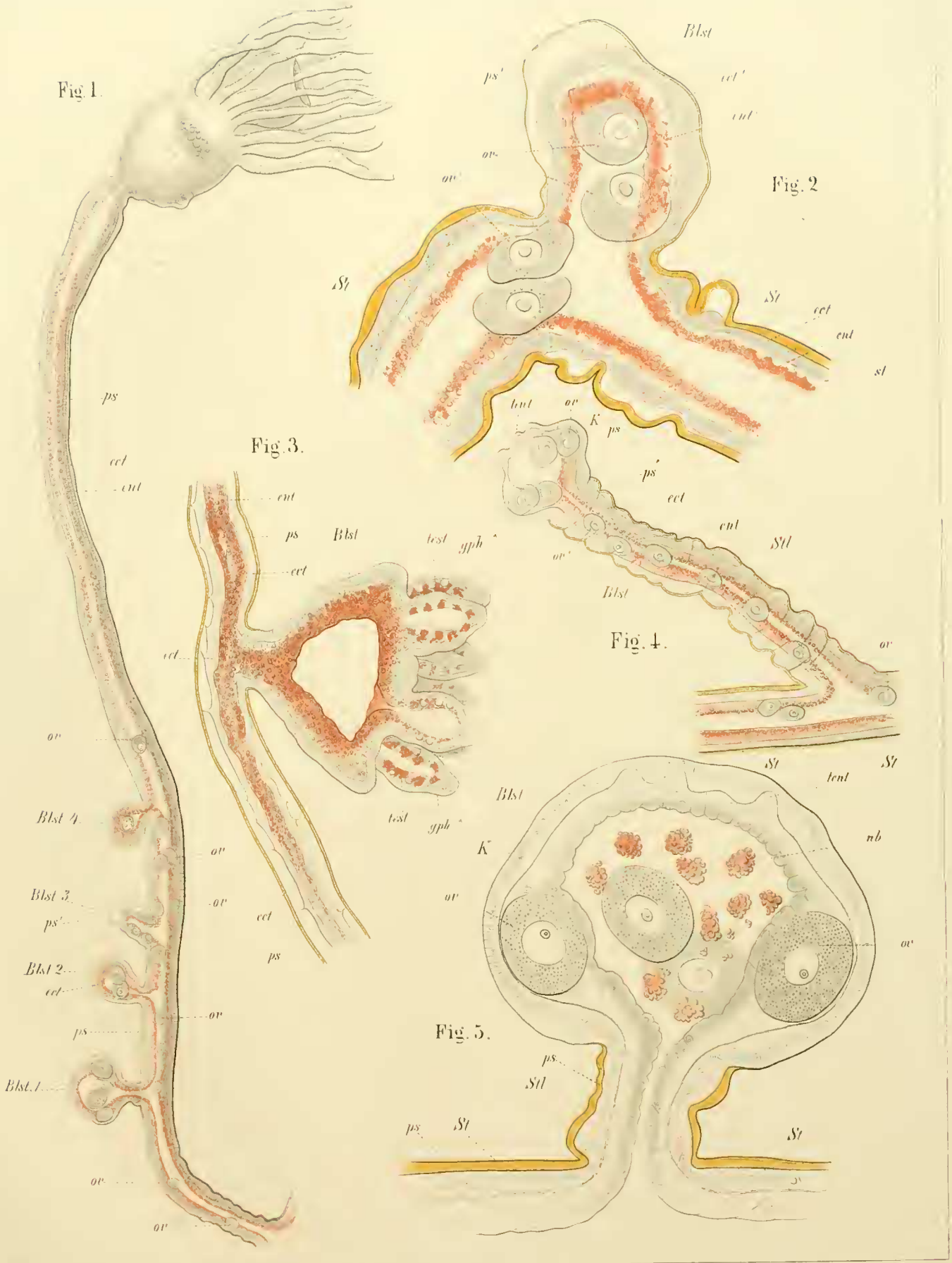
Nach dem Leben gezeichnet. Vergrösserung: 100.

Figur 4. Junges weibliches Blastostyl, älter als Fig. 2 und sehr lang gestielt; *K* Köpfchen, *Stl* Stiel desselben, *St* Stamm. Auch hier sind alle Eizellen eingezeichnet, die überhaupt sichtbar waren; alle liegen im Entoderm, meist über dem optischen Schnitt. Vier Eizellen sind bereits in das Köpfchen vorgerückt, an dem die vier ersten Tentakel (*tent*) als kleine Zapfen sichtbar sind.

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 95.

Figur 5. Weibliche Blastostyl-Knospe des gleichen Stadiums, aber ganz kurz gestielt (die Knospe 1 von Fig. 1). Am Köpfchen (*K*) erkennt man die erste Anlage der Tentakel (*tent*) als Entodermzapfen, die das Ektoderm noch nicht emporgehoben haben; *Stl* Stiel der Knospe, *St* Stamm. Im Entoderm des Köpfchens vier Eizellen (*ov*), von denen zwei in den optischen Schnitt fallen, die zwei andern in die obere und untere Wand. In der Leibeshöhle circuliren Nahrungsballen (*nb*).

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 280.



Gustav Fischer

Eudendrium capillare.

Tafel II.

Eudendrium capillare.

Tafel II.

Eudendrium capillare.

Figur 1. Kopf und ein kleiner Theil des Stieles eines etwas älteren, weiblichen Blastostyls als Fig. 4 auf Tafel I. Es haben sich Gonophoren (*Gph* 1—4) gebildet, in deren jedem eine Eizelle liegt, ebenso zahlreiche (8—10) Tentakel (*tent*). Der Entodermschlauch der Gonophoren hält die Eizelle, welche bereits ins Ektoderm, d. h. auf die Aussenseite der Stützlamelle getreten ist, noch nicht umschlungen, sondern trägt sie auf seiner Spitze (*Gph* 3) oder liegt ihr seitlich an (*Gph* 1 u. 4).

Nach dem lebenden Thier gezeichnet. Vergrösserung: 280.

Figur 2. Der untere Theil eines kürzlich befruchteten Eies nach dem Abfallen der weichen Gonophoren-Theile; man sieht, dass die Dotterhaut (*mv*), eine Ausscheidung des Eies, in Continuität steht mit dem Perisarc des Gonophoren-Stiels (*ps'*), einer Ausscheidung des Ektoderms; *ps* Perisarc des Blastostyl-Stiels (*St*). Die Weichtheile haben sich vollständig aus dem Gonophoren-Stiel zurückgezogen und bei ihrem Rückzug eine den Stiel verschliessende Perisarc-Schicht ausgeschieden (*ps''*).

Nach dem Leben. Vergrösserung: 280.

Figur 3. Das Köpfchen eines noch älteren weiblichen Blastostyls von oben gesehen; im Centrum die Mundscheibe ohne Mundöffnung; darum herum eine Rosette von 11 Gonophoren, bei welchen allen der Spadix bereits das Ei umschlungen hält (*Gph* 1, 3, 4), während das Ei sowohl als das ganze Gonophor an Grösse ziemlich verschieden ist; *Gph* 10 ist die Eizelle noch klein, in *Gph* 9 schon ziemlich gross; in *Gph* 6 sieht man den Spadix im optischen Querschnitt, *Gph* 8 zeigt die schmale Seite und zwar so, dass das Ei vom Spadix verdeckt wird. Die Zeichnung ist nach dem Leben entworfen, sie lässt die Eier deutlicher hervortreten als es in Natur der Fall war, da das starke rothe Pigment der Spadix-Schlinge die Eizelle auch dann wenig hervortreten lässt, wenn sie unter derselben liegt; nur im Profil (*Gph* 1) zeichnet sich das Ei auch im Lebenden scharf ab.

Vergrösserung: 95.

Figur 4. Der obere Theil eines reifen weiblichen Blastostyls, dessen Gonophoren nicht mehr eine Rosette bilden, sondern auseinandergerückt sind; die jüngsten Gonophoren sitzen an der Spitze. *Gph* 1 zeigt den das Ei umschlingenden Spadix (*sp*) noch intact, das Ei noch nackt. Auch in *Gph* 2 ist der Spadix noch nicht zerfallen, aber es hat sich bereits eine dünne Dotterhaut (*mv*) um das Ei gebildet; in *Gph* 3 ist das Ektoderm noch intact, der Spadix (*sp*) aber befindet sich in Zerfall und das Ei im ersten Furchungsstadium; *Gph* 4 zeigt bereits beginnenden Zerfall auch des Ektoderms; bei den *Gph* 5, 6 u. 7 ist das Ektoderm und der Spadix abgefallen und das sich furchende Ei wird nur durch seine Dotterhaut, die dem Perisarc des Gonophoren-Stiels angekittet ist, am Blastostyl festgehalten. Die Tentakeln (*tent*) sind noch wohlerhalten, wenn auch in dieser Lage des Blastostyls nur theilweise sichtbar.

Nach dem Leben entworfen und nach einem Tinctionspräparat ausgeführt. Vergrösserung: 95.

Figur 5. Stück eines langen Stolonen, Flächenansicht des Entoderms, während das Ektoderm nur im optischen Schnitt sich darstellt. Die grosse Eizelle *ov* lag viel weiter entfernt von den kleinen (*ov'*) als es hier (des Vergleichs halber) dargestellt ist, alles Uebrige aber genau nach der Natur. *ps* Perisarc, *st* Stützlamelle.

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 390.

Fig. 1.

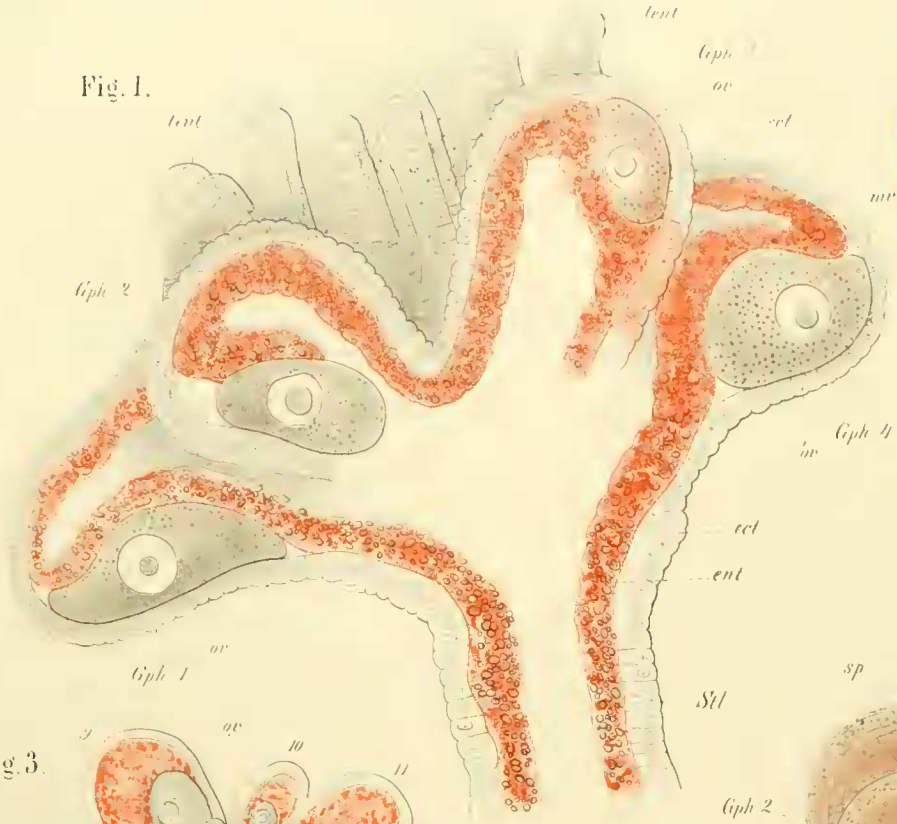


Fig. 2.

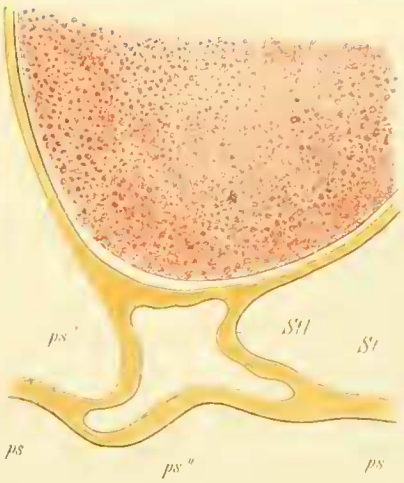


Fig. 3.

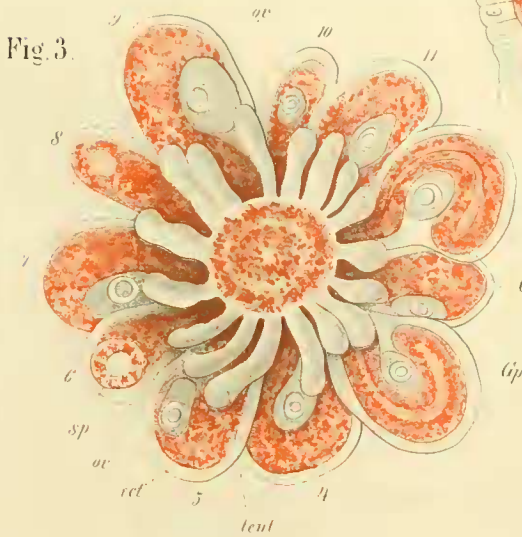


Fig. 4.

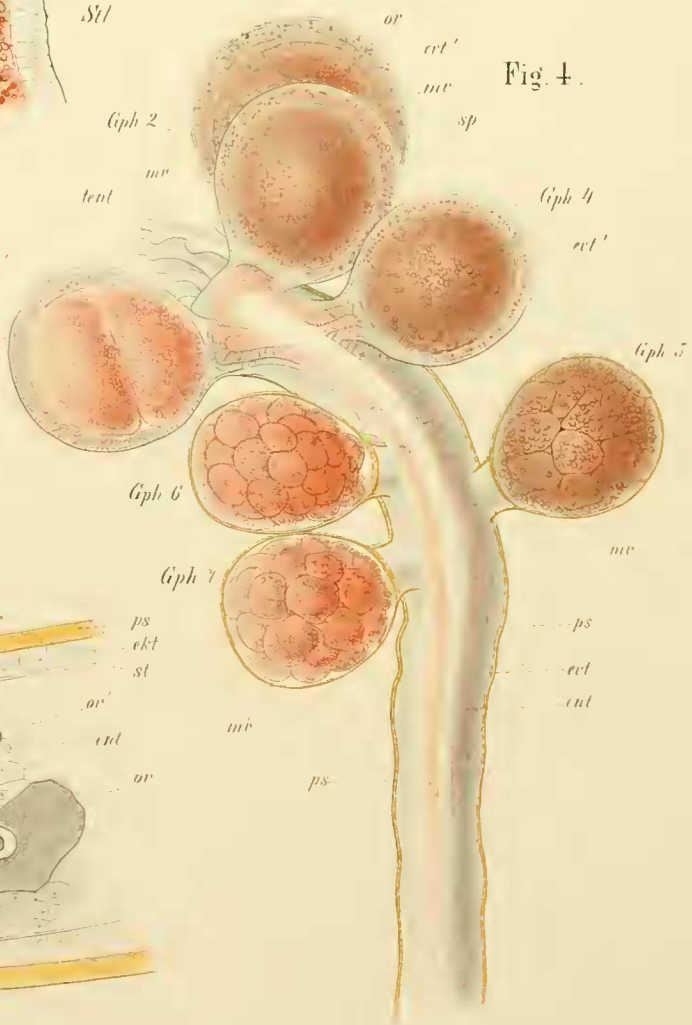
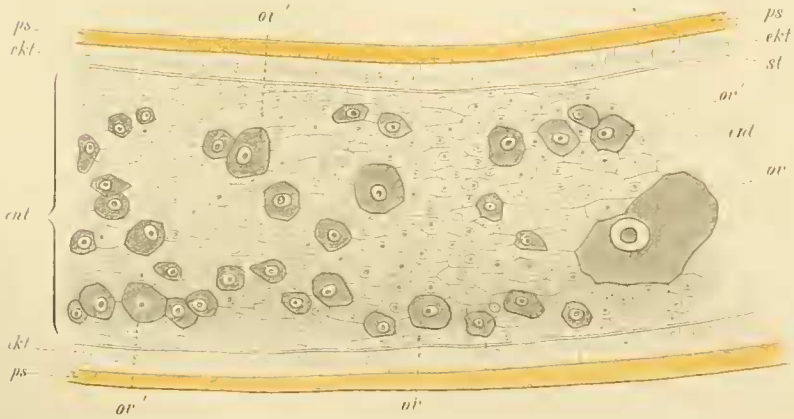


Fig. 5.



Eudendrium capillare.

Tafel III.

Eudendrium racemosum, *Cavolini.*

Tafel III.

Eudendrium racemosum, *Cavolini*, Weibchen.

Figur 1. Stiel eines Haupthydranthen mit einem Stück der Keimzone. *K* ein Stück vom Köpfchen des Hydranthen, *H* Hals desselben, *cmbz* Cambiumzone. Bis zu *x* ist der Hydranthenstiel im optischen Schnitt gezeichnet, Ektoderm und Entoderm sind nur angedeutet, die Eizellen fehlen in dieser Region vollständig; von *x* an abwärts ist der Stiel in Flächenansicht gezeichnet, so dass man nur die Ektoderm-Fläche sieht. In dieser liegen zahlreiche Eizellen verschiedner Grösse und Gestalt, im Allgemeinen nach abwärts hin an Grösse zunehmend. Von *y* bis *y'* ist ein Stück herausgebrochen gezeichnet, um den optischen Schnitt des Ektoderms und die Lagerung der Eizellen in demselben zu zeigen, theils auf der Stützlamelle (*ov'*), theils dicht unter dem Perisarc (*ov''*).

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 148.

Figur 2. Stück vom Stiel eines Seitenhydranthen mit der Anlage eines Blastostyls (*Blst*), optischer Schnitt. Die stark roth gefärbten Eizellen (*ov*) sind alle mit einer einzigen Ausnahme (*ov''*) bereits ins Entoderm eingewandert und zeigen eine der Richtung der Entodermzellen entsprechende langgestreckte Gestalt, mit ihrer Basis der Stützlamelle (*st*) aufstehend. In der Blastostylknospe hat die Vermehrung der Entodermzellen begonnen, deren Zellgrenzen jedoch nicht deutlich zu erkennen waren.

Vergrösserung: 390.

Figur 3. Ein junges Blastostyl im optischen Schnitt; nur zwei Gonophoren bis jetzt gebildet, von denen die links (*Gph I*) ganz normal ist; der Spadix (*sp*) hat die Eizelle (*ov*) nahezu umwachsen, aber noch nicht die Seitenhörner getrieben; das andre Gonophor (*Gph II*) zeigt ausser der zum Ei sich entwickelnden und vom Spadix eingeschlossenen Eizelle noch eine, fast ebenso grosse Eizelle (*ov'*) im Ektoderm, die jedoch körnig und in Zerfall begriffen ist. Ausserdem liegt eine kleinere Eizelle (*ov*) im Entoderm an der Ursprungsstelle des Gonophors und eine ebensolche im Ektoderm gegenüber (*ov'*); *nb* Nährballen, die die Leibeshöhle theilweise erfüllen. Von den etwa 20 Tentakeln (*tent*) sind nicht nur die beiden in den optischen Querschnitt fallenden gezeichnet, sondern auch die der abgewandten Seite des Blastostyls angehörigen; man erkennt die gänzliche Abwesenheit einer Mundöffnung.

Vergrösserung: 235.

Figur 4. Stück eines Hydranthen-Stiels mit blindsackartigen Ausbuchtungen des Entoderms; eine Eizelle im Ektoderm; optischer Längsschnitt.

Vergrösserung: 148.

Figur 5. Gonophor mit halbreifem Ei, um die Bifurkation des Spadix zu zeigen. *A* von der Seite gesehen; *sp* Wurzelstück des Spadix, *sp'* erste noch einfache Windung desselben, *sp''* Widderhorn-artige zweite Krümmung, Ei (*ov*) nur an einer kleinen Stelle vom Ektoderm allein bedeckt, sonst überall auch vom Spadix. *B.* Schrägansicht der Innenseite (d. h. der dem Centrum des Blastostyls zugekehrten Seite). *C.* Ansicht der Aussenseite, man sieht die Bifurkationsstelle.

Vergrösserung: 95.

Figur 6. Wirklicher Querschnitt eines der Reife nahen Gonophors; das Ei (*ov*) ist umgeben von vier Querschnitten des Spadix (*sp*), in deren Höhlung bei zweien körnige Nährballen liegen; zwischen den Spadix ist das Ei nur von Ektoderm bedeckt, wie es denn auch selbst im Ektoderm, d. h. ausserhalb der Stützlamelle liegt.

Vergrösserung: 148.

Figur 7. Stück eines Seiten-Hydranthenstiels, an welchem noch keine Blastostylknospe gebildet ist; zwei Eizellen (*ov*) liegen bereits zwischen den Entodermzellen, eine dritte (*ov'*) ist im Begriff gewesen einzuwandern, als der Tod durch Alcohol absolutus sie überraschte. Sie steckt zur Hälfte im Ektoderm, zur Hälfte im Entoderm und hat ein grosses Loch in die Stützmembran (*st*) gemacht. *li* ein bandartiger Fortsatz der Stützmembran, der diese an das Perisarc (*ps*) festheftet.

Optischer Schnitt. Vergrösserung. 480.

Eudendrium racemosum.

Tafel IV.

Eudendrium racemosum, *Cavolini.*

Tafel IV.

Eudendrium racemosum, *Cavolini*. Weibchen.

Figur 1. Stück aus der Keimzone eines Haupthydranthen; Eizellen sehr verschiedner Entwicklungsstadien im Ektoderm. Die rechte Hälfte der Zeichnung stellt das Ektoderm in Flächenansicht dar, die linke im optischen Schnitt; *ps* Perisarc im optischen Schnitt, *st* Stützlamelle, auch rechts oben und unten im optischen Schnitt angegeben, um die Dicke des Ektoderms anzudeuten; *ov* ausgebildete Eizelle, *ov'* ebensolche in der Seitenansicht, der Stützmembran aufliegend, *ov''* ganz junge Eizellen, deren Kern noch kaum von dem gewöhnlicher Ektodermzellen sich unterscheidet.

Vergrösserung. 390.

Figur 2. Stiel eines Seitenhydranthen mit einer Blastostyl- (*Blst*) und einer Hydranthenknospe (*Hy*), um die von vornherein verschiedne Anlage beider zu zeigen; optischer Schnitt. Bei beiden Knospen sprossen die Tentakel hervor (*Tent*), von denen bei der Hydranthenknospe einer im Längsschnitt und einer im Querschnitt (*Tent'*) sichtbar ist, während die Tentakel des Blastostyls sich nur als kleine Entodermzapfen darstellen, die das Ektoderm noch nicht vorgetrieben haben; die Hydranthenknospe zeigt eine kuglige, wesentlich aus Entoderm bestehende Rüssel-Anlage (*hyp*), welche dem Blastostyl vollständig fehlt. Dagegen enthält die Blastostylknospe zahlreiche Eizellen, von denen 9 im Entoderm liegen (zwei davon, *ov', ov'* lagen über und unter der optischen Schnittfläche), während 3 in Zerfall begriffne, also als Nährzellen funktionirende Eizellen (*ov''*) im Ektoderm liegen. Der Stiel des Hydranthen *Hst. Hst,* von welchem diese Knospen hervorsprossen, enthält zahlreiche Eizellen im Ektoderm, sein distales Ende, welches das Hydranthenköpfchen trägt, ist hier nach unten gerichtet.

Vergrösserung: 148.

Figur 3. Stück eines Seitenhydranthen mit junger Blastostylknospe. *Hst* unterer Theil des Hydranthenstiels, *H* Hals des Hydranthen, das Entoderm enthält neun grössere Eizellen, die nur zum kleineren Theil in der optischen Schnittebne lagen (*ov*), meist unterhalb (*ov'*) oder oberhalb (*ov''*) derselben. Nur zwei kleine Eizellen (*ov''*) liegen im Ektoderm; *li, li, li* Ligament-artige Stränge, welche die Stützlamelle (*st*) an das Perisarc heften. Eine grosse Eizelle ist im Begriff in die Blastostylknospe (*Blst*) einzutreten; im Ektoderm Letzterer liegt eine körnige, dunkle Masse, vom Zerfall einer Eizelle herrührend.

Optischer Schnitt. Vergrösserung; 148.

Figur 4. Ausgewachsnes Blastostyl mit etwa 16 bereits befruchteten und in Embryonalbildung begriffenen Eiern. An der Spitze des Blastostyls, unmittelbar unter dem Kranz kurzer Tentakeln (*tent*), ist ein neuer, zweiter Kranz von Gonophoren hervorgesprosst, von denen nur eines (*gph*) ein Ei enthält, alle übrigen (*gph'*) aber leer sind; *ov* bis *ov* die Eier des ersten Gonophoren-Kranzes, jetzt in Gestalt einer unregelmässigen Rispe angeordnet.

Vergrösserung: 52.

Figur 5. Aeltere Hydranthenknospe, optischer Schnitt. *K* Köpfchen des Hydranthen, *Hyp* Rüsselanlage, an welcher ein dunkel gefärbter Theil von einem blassen, radiär gestreiften sich abhebt, letzterer besteht aus den entodermalen Epithel-Muskelzellen (*ent'*) des Rüssels, das Ektoderm reicht nur bis zu *ekt'*, von da ab überzieht nur eine dünne Cuticula das Entoderm. Ausser den im optischen Schnitt gelegenen Tentakeln sind auch einige der der abgewandten Seite angehörigen eingezeichnet, in der Leibeshöhle (*L*) einige körnige Nahrungsballen (*NB*).

Vergrösserung: 148.

Fig 1

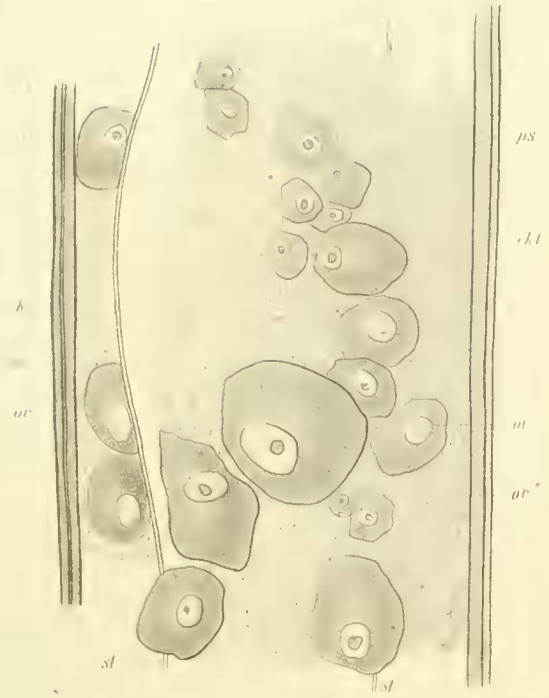


Fig 2.

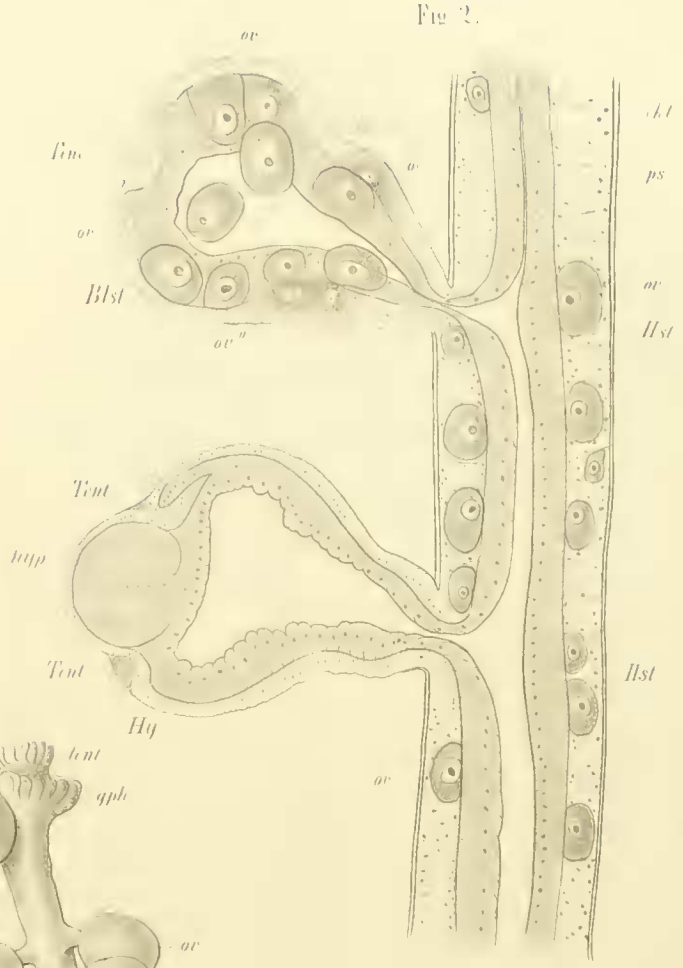


Fig. 3.

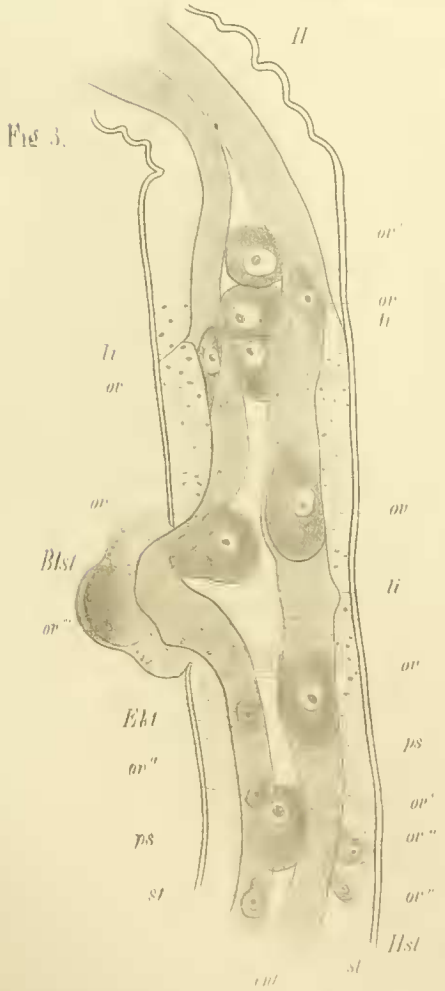


Fig. 4.

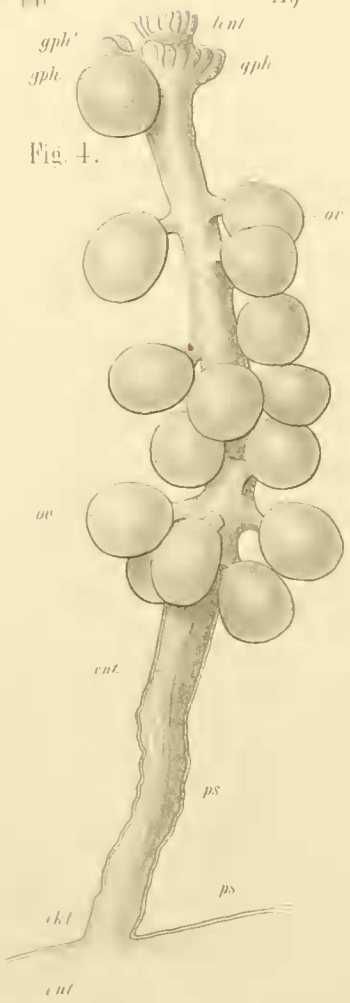
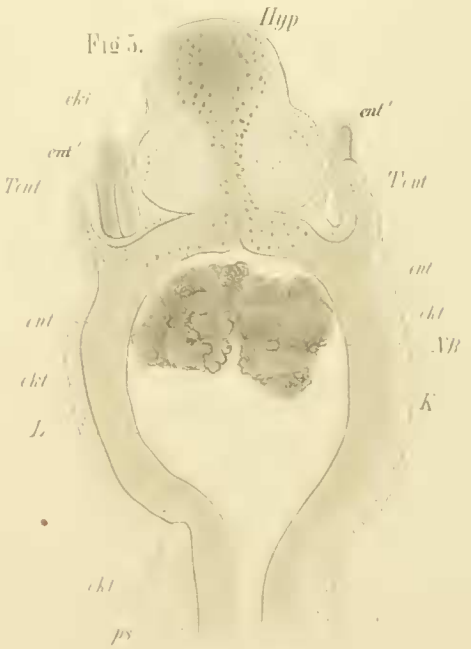


Fig 5.



Eudendrium racemosum.

Tafel V.

Eudendrium racemosum, Antennularia und Clava squamata.

Tafel V.

Fig. 1 u. 2 **Eudendrium racemosum** ♂, Fig. 3 **Antennularia** ♀, Fig. 4—12 **Clava squamata** ♀ u. ♂.

Figur 1. Eudendrium racemosum, Längsschnitt einer männlichen Blastostylknospe: Ektoderm sowohl als Entoderm der Knospe befinden sich in starker Zellwucherung; im Entoderm liegt eine Schicht Zellen, unmittelbar auf der Stützlamelle: die primären Spermatoblasten (*spb*); ähnliche Zellen sind auch im Entoderm des Astes, von welchem die Knospe entspringt, zerstreut vorhanden (*ent*); *ps* Perisarc des Astes, über der Knospe sehr verdünnt.
Vergrösserung: 310.

Figur 2. Junges männliches Blastostyl derselben Art, an welchem bereits ein Kranz von Gonophoren-Knospen (*Gph*) hervorgewachsen ist, optischer Längsschnitt, doch sind auch einige tiefer gelegene Theile mit angegeben. In der Seitenwand des Blastostyls liegt in der Tiefe des Entoderms eine dicke Schicht von Spermatoblasten (*spb*); auch in einigen Gonophoren ist das Entoderm mehrschichtig und die tiefen Zellen sind als Spermatoblasten aufzufassen (*spb'*). *NB* Nahrungsballen in der Leibeshöhle.
Vergrösserung: 148.

Figur 3. Antennularia antennina, Querschnitt des Stammes in seinem obern Theil unterhalb des Abgangs eines Seitenastes und der Knospungsstelle eines Gonangiums. *ps* das dicke und lamellöse Perisarc, darunter eine mächtige Ektodermschicht (*ekt*), in welcher eine grössere Zahl von Entodermröhren (*ent*) eingebettet ist, während ein centraler Raum (*cH*) in der Axe des Stammes frei bleibt. *LH, LH* Leibeshöhlen (Gastralhöhlen); in dem Entoderm des Astes liegen drei Eizellen (*eiz*); *nph* Nematophor und *nph'* die Basis des entsprechenden Nematophors der andern Seite.
Vergrösserung: 86.

Figur 4. Clava squamata, Weibchen. Längsschnitt des hervorknospenden Stiels eines Gonophorenbüschels. Starke Zellwucherung im Ektoderm der Knospe; im Entoderm liegen unter den eigentlichen Entodermzellen noch undifferenzirte Keimzellen (*ent*), sowie eine im Beginn der Umwandlung zur Eizelle stehende Keimzelle (*eiz'*); im Ektoderm finden sich mehrfach Zellen, die den Keimzellen sehr ähnlich sehen, leider tritt die Aehnlichkeit auf der Zeichnung weit weniger hervor, als es auf dem Schnitt selbst der Fall ist, wie auch andrerseits der für das Entoderm gewählte, rothe Ton den Unterschied zwischen den Epithelzellen des Entoderms und den Keimzellen nicht zur Geltung kommen lässt.
Vergrösserung: 480.

Figur 5. Clava squamata, Junges weibliches Gonophor mit Glockenkern (*Glk*) und noch kleinem Hohlraum desselben (*GlH*); in der Seitenwand des Entoderms eine Eizelle (*eiz*), von dünner Entodermschicht überzogen.
Vergrösserung: 310.

Figur 6. Clava squamata, Längsschnitt eines etwas älteren Gonophors in der Queraxe. Die beiden Eizellen liegen ausserhalb des Entoderms zu beiden Seiten des zwischen ihnen empor gewachsenen Spadix (*sp*), *GlH* Glockenhöhle, *ekt, ekt'* äussere und innere Ektodermlage der Glockenwand, *ekt''* Ektoderm-Ueberzug des Spadix und der Eizellen, entsprechend der Ektodermschicht des Medusen-Manubriums; *LH* Leibeshöhle.
Vergrösserung: 310.

Figur 7. Clava squamata, ein wenig älteres weibliches Gonophor, Längsschnitt in der Längsaxe, so dass nur die eine Eizelle vom Schnitt getroffen werden konnte. Dieselbe liegt ausserhalb des Entoderms. *GlH* Glockenhöhle, *entl* Entodermlamelle, *ekt''* Ektodermüberzug des Spadix (*sp*).
Vergrösserung: 310.

Figur 8. Clava squamata, junge männliche Gonophoren-Knospe, nach dem Leben gezeichnet. *Glk* Glockenkern mit *GlH*, der Glockenhöhle.
Vergrösserung: 280.

Figur 9. Clava squamata, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonophors. Die untere Wand des Glockenkerns hat sich bereits zum Hoden (*Ho*) verdickt und man erkennt den Unterschied zwischen den Spermatoblasten und den dunkelkernigen Epithelzellen (*ekt''*). *GlH* Glockenhöhle; in der Glockenwand die Entodermlamelle (*entl*).
Vergrösserung: 310.

Figur 10. Clava squamata, junges männliches Gonophor, optischer Längsschnitt, nach dem Leben gezeichnet. Die Kerne, welche kaum sichtbar waren, sind fortgelassen, dagegen die stark hervortretenden Nesselkapseln des Entoderms und des Hodens (*Ho, nk*) angegeben, *st* Stützlamelle.
Vergrösserung: 280.

Figur 11. Clava squamata. Halbreifes männliches Gonophor, nach dem Leben entworfen und dann nach Tödtung mit Essigsäure die Kerne eingezeichnet. Die röthliche Färbung des Hodens tritt auch erst durch die Essigsäure-Wirkung auf; optischer Längsschnitt; *nk* Nesselkapseln, *Glw* Glockenwand, *Ho* Hoden, *spb* Spermatoblasten, *sp* Spadix mit körnigen braunen Nahrungspartikeln dicht erfüllt.
Vergrösserung: 280.

Figur 12. Clava squamata, — A. Hodenmasse eines jüngeren Gonophors, frisch ausgequetscht. *spb* Spermatoblasten, *nk* Nesselkapseln. — B. Hodenmasse eines beinah reifen Gonophors, frisch zerzupft, die reihenweise zusammenhängenden Samenbildungszellen mit Essigsäure behandelt. — C. Zwei reife Samenfäden,
Vergrösserung: 390.

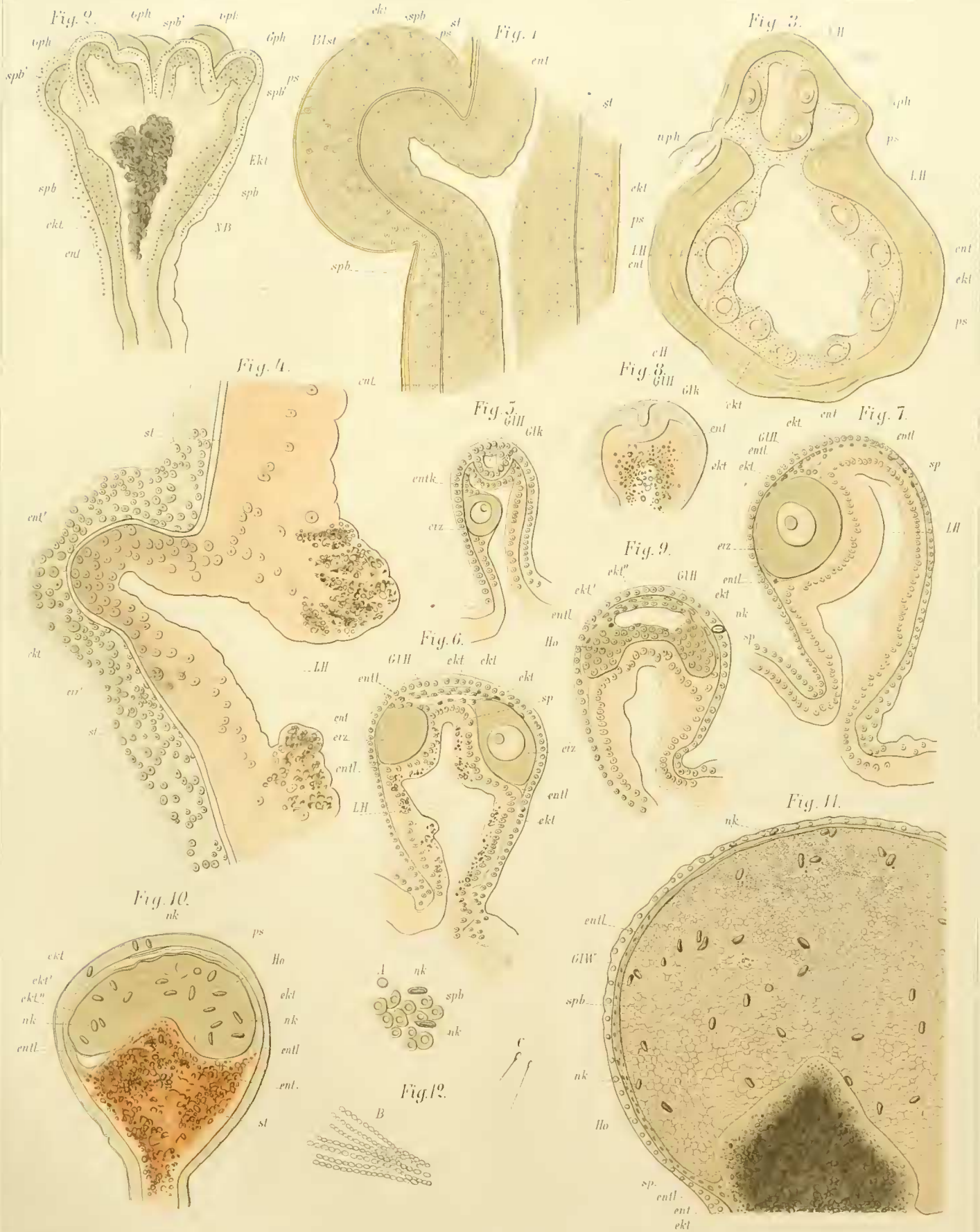


Fig. 1 u 2. Endendrium, Fig. 3. Antennularia,

Fig. 4–12. Clava.

Tafel VI.

Plumularia, Aglaophenia, Sertularella und Pachycordyle.

Tafel VI.

Fig. 1—3 **Plumularia** ♂, Fig. 4 **Aglaophenia** ♀, Fig. 5 **Sertularella** ♂, Fig. 6 **Pachycordyle.**

Figur 1. Plumularia echinulata, Stück eines Blastostyls aus einem jüngern männlichen Gonangium; die beiden Seitentheile der Figur sind im optischen Schnitt gezeichnet, das Mittelstück aber stellt das Entoderm in Flächenansicht dar; links oben greift es ein Wenig über den Schnitt des Entoderms herüber. *Hz* Haftzipfel des Ektoderms (in zurückgezogenem Zustand) zur Befestigung an der weit abstehenden Gonotheca; im Entoderm liegen zwischen den blassen und sehr kleinen gewöhnlichen Zellen grössere plasmareiche Keimzellen (*kz*) und neben und zwischen ihnen die durch Theilung aus ihnen hervorgegangenen Spermatoblasten (*spb*), welche zu grossen Gruppen vereinigt die Hodenanlagen (*H*) darstellen; sowohl die einzelnen Keimzellen, als die Hodenanlagen sind von einer dünnen Entodermschicht überzogen, die auf der Zeichnung nicht überall deutlich wiedergegeben ist.

Tinktionspräparat. Vergrösserung: 480.

Figur 2. Plumularia echinulata; ein Stück des Stammes eines männlichen Stöckchens unmittelbar oberhalb der aktuellen Gonangien-Region; optischer Schnitt. *Gng* oberstes Gonangium, *St, St* Stamm, *Pi, Pi* (Pinnulae) Seitenäste oder Hydrocladien, *Hy* Hydranth, *nph* Nematophoren (nur theilweise eingezeichnet). Oberhalb des Gonangiums liegen im Entoderm des Stammes die primären Hodenanlagen (*H, H*) auf verschiednen Entwicklungsstufen, theils noch klein und von gewöhnlichem Ektoderm überzogen, theils grösser und von der Ektoderm-Kuppe (*EK*) bedeckt, die bei *EK'* das Perisarc bereits halb perforirt hat. Das Gonangium präsentirt sich von der schmaleren Seite und so, dass das Gonophor (*Gph*) auf dem Blastostyl (*Blst*) liegt, jedes ist deshalb für sich im optischen Schnitt gezeichnet, ja es ist sogar noch eine dritte Schnittfläche eingezeichnet, indem auch der Stiel des Gonophors (*Gst*) an seinem Ursprung vom Blastostyl angegeben ist. In der untern Wand des Blastostyls liegen drei Hodenanlagen (*H, H*) im Entoderm, das Ektoderm (*ekt*) bildet zahlreiche Haftzipfel (*HZ*) und an der Spitze des Gonangiums in Gemeinschaft mit dem Entoderm in der Deckenplatte (*Dkp*).

Tinktionspräparat. Vergrösserung: 95.

Figur 3. Plumularia echinulata, Hodenanlage aus dem Stamm, optischer Schnitt. Grade über dem Haufen von Spermatoblasten des Entoderms hat sich das Ektoderm zur Ektoderm-Kuppe (*EK*) umgebildet; die Ablösung des Entoderms von der Stützlamelle (*st*) ober- und unterhalb der Hodenanlage (*H*) ist eine Wirkung des Alcohol absolutus.

Tinktionspräparat (die Carminfärbung ist nur bei der Stützlamelle wiedergegeben). Vergrösserung: 280.

Figur 4. Aglaophenia pluma, ein Stückchen aus der Mitte des Stammes einer weiblichen Kolonie. Nur die linke Seite des Stammes ist dargestellt und zwar im optischen Schnitt, sowie bei *B* einige dem Entoderm angehörige Eizellen in Flächenansicht; *K* grosse Kerne, *K'* kleine Kerne des Ektoderms *ov, ov* Eizellen des Entoderms.

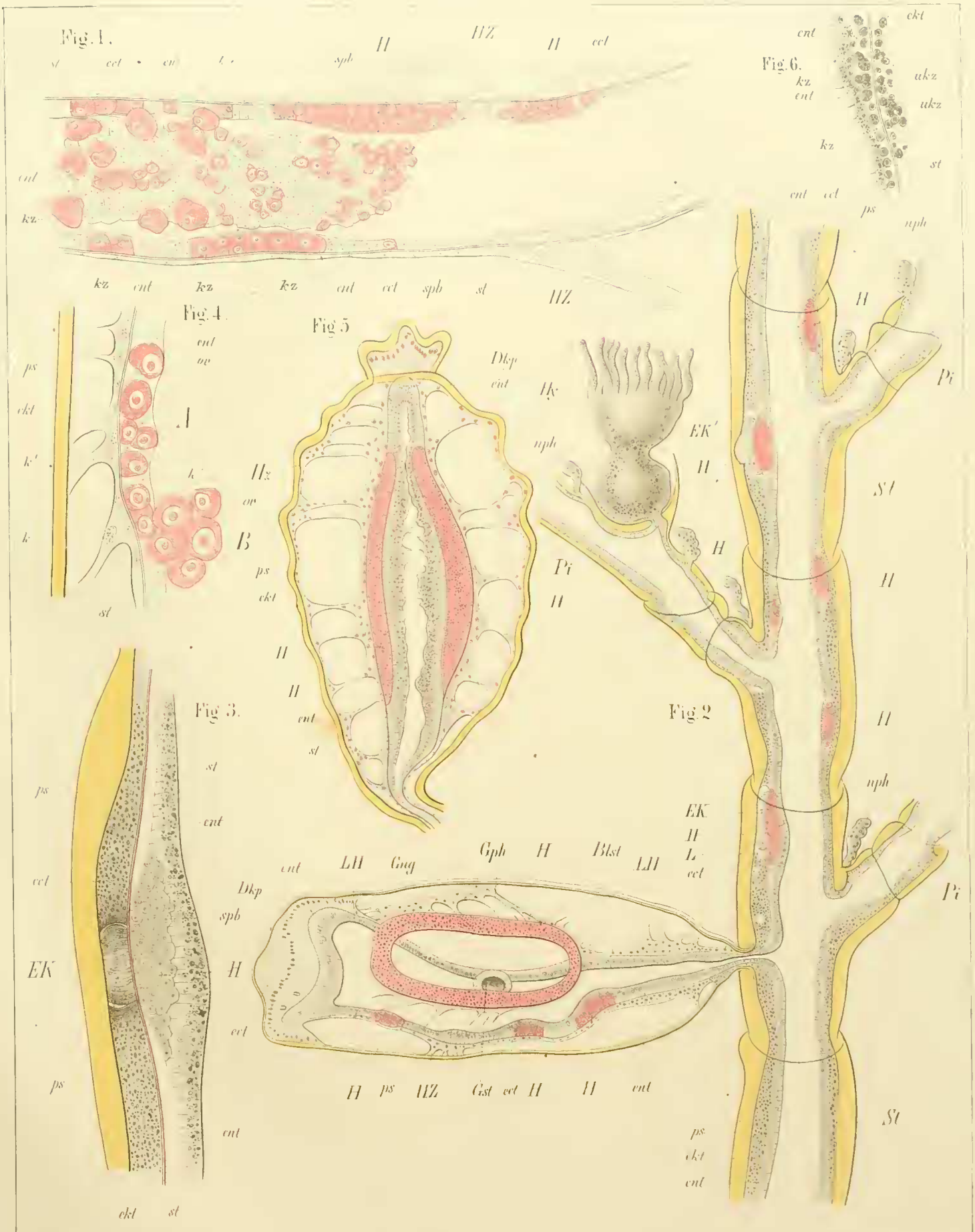
Carminpräparat. Vergrösserung: 280.

Figur 5. Sertularella polyzonias, männliches Gonangium. *H* Hoden, deutlich innerhalb der Stützlamelle liegend, *Dkp* Deckenplatte, *Hz* Haftzipfel des Entoderms, optischer Schnitt.

Tinktionspräparat. Vergrösserung: 61.

Figur 6. Pachycordyle napolitana, optischer Längsschnitt eines Hydranthenstiels (Keimzone) unterhalb eines männlichen Gonophors. Unter den eigentlichen Entodermzellen (*ent*), deren Geisseln (auf dem Präparat nicht sichtbar) hier der Deutlichkeit halber schematisch eingetragen sind, liegen männliche Keimzellen (*kz*) und ganz ähnliche Zellen (*kz'*) liegen aussen, auf der entodermalen Seite der Stützlamelle (*st*).

Vergrösserung: 390.



Gustav Fischer

Fig. 1–3 Plumularia S., Fig. 4 Aglaophenia ♀, Fig. 5. Sertularella S., Fig. 6 Pachycordyle S.

Tafel VII.

Plumularia echinulata und Sertularella polyzonias.

Tafel VII.

Fig. 1—7 **Plumularia echinulata** ♂ u. ♀, Fig. 8 **Sertularella polyzonias** ♀.

Alle Figuren nach Tinktionspräparaten.

Figur 1. Plumularia echinulata, optischer Schnitt einer männlichen Gonangium-Knospe aus dem Stamm. *EK* Ektoderm-Kuppe, deren mittlerer Theil bereits tief in das Perisarc eingedrungen ist, während die Seitentheile (*EW* = Ektoderm-Wall) flach unter dem Perisarc hinlaufen; beide sind künstlich Etwas vom Perisarc abgehoben. Man erkennt dass das Perisarc wirklich aufgelöst sein muss daran, dass die Parallelstreifen des Perisarcs an der Lücke bei *EK* abbrechen, nicht ausbiegen. Die Hoden-Anlage (*H*) wölbt sich nach aussen vor, *L* eine Lücke im Ektoderm, welche den Wall ringförmig umgibt. Die Stützlamelle (*st*) ist roth angegeben.
Vergrösserung: 280.

Figur 2. Plumularia echinulata, optischer Schnitt durch eine etwas ältere männliche Gonangium-Knospe. Ektodermkuppe und Ektodermwall haben sich noch schärfer von einander abgegrenzt: die erstere (*EK*) hat das Perisarc vollständig durchbohrt. *L* die ringförmige Lücke im Ektoderm, *L'* unregelmässige Lücken im Ektoderm, welches hier vielfach Haftzipfel (*Hz*) bildete. *LH* Leibeshöhle des Stammes.
Vergrösserung: 235.

Figur 3. Plumularia echinulata, optischer Schnitt durch eine etwas ältere männliche Gonangium-Knospe. Die Oeffnung im Perisarc noch erweitert und die Ektoderm-Kuppe ganz daraus hervorgetreten; in derselben sind einige Nesselkapseln (*nz*) sichtbar; *L, L* die ringförmige Lücke um den jetzt abgeflachten Ektoderm-Wall (*EW*). Die Spermatoblasten (*spb*) des Hodens (*H*) sind durch die vordrängenden Entoderm-Zellen zur Seite gedrängt, bilden also ein ringförmiges Lager um die Entoderm-Ausstülpung, in die sich die Leibeshöhle (*LH*) des Stammes fortsetzt.
Vergrösserung: 280.

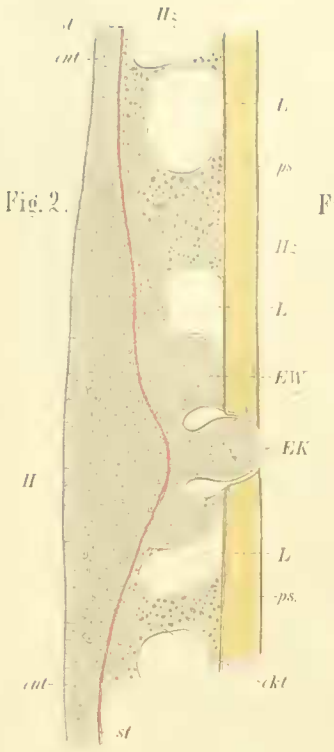
Figur 4. Plumularia echinulata, optischer Schnitt durch eine noch ältere männliche Gonangium-Knospe. Auch der Entoderm-Blindsack ist durch die Oeffnung im Perisarc hervorgedrungen und das junge Gonangium (*Gng*) stellt jetzt einen birnförmigen Blindsack vor, in welchem aber noch keine Spermatoblasten liegen: diese (die Hoden-Anlagen *H, H*) befinden sich noch im Stamm, sind aber im Begriff in das Gonangium einzuwandern. Der Ektoderm-Wall ist als solcher verschwunden, indem er zum Aufbau des Gonangiums verwandt ist.
Vergrösserung: 280.

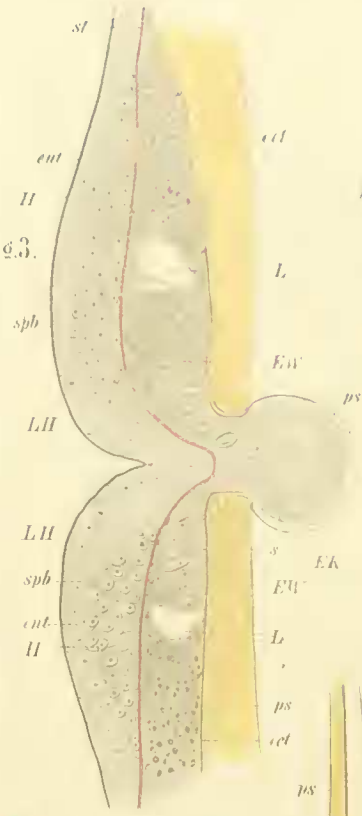
Figur 5. Plumularia echinulata, das Entoderm aus einem der oberen Stammesglieder (Keimzone) eines männlichen Stockes in Flächenansicht. Zwischen den sehr blassen und kleinen gewöhnlichen Entoderm-Zellen liegen grössere, plasmareiche Zellen (*uei*), von denen einige zwei Kerne enthalten; nach der Seite des Stammes hin (in der Zeichnung nach abwärts) schliessen sich die aus ihnen durch Theilung hervorgegangenen Spermatoblasten an.
Vergrösserung: 480.

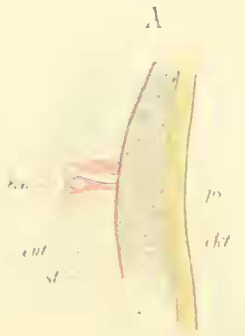
Figur 6. Plumularia echinulata, weiblicher Stock.
A. Ein Stückchen aus dem drittobersten Glied des Stammes im optischen Schnitt. Man sieht zwischen den geisseltragenden Entodermzellen zwei plasmareichere Zellen liegen, die beide die Oberfläche des Entoderms erreichen; eben deshalb können sie nicht sein, wofür ich sie bei der Entwerfung der Zeichnung hielt, nämlich Keimzellen (*uei*); sie sind vielmehr „Plasmazellen"; die Wimpern sind schematisch eingetragen worden, auf dem Präparat sind sie nicht zu erkennen.
B. Ein Stückchen aus dem 7. Stammglied von oben, links Perisarc, Ektoderm und Entoderm im optischen Schnitt, rechts Flächenansicht des Entoderms. Zwischen den gewöhnlichen Entodermzellen, deren Geisseln nicht sichtbar, liegen mehrere Keimzellen (*uei*), die — wie im optischen Schnitt erkennbar — bei Weitem nicht die Oberfläche des Entoderms erreichen. Das Entoderm hat sich unten in der Figur etwas von der Stützlamelle zurückgezogen.
C. Eine Eizelle aus dem 10. Stammglied von oben desselben Stockes.
Vergrösserung: 310.

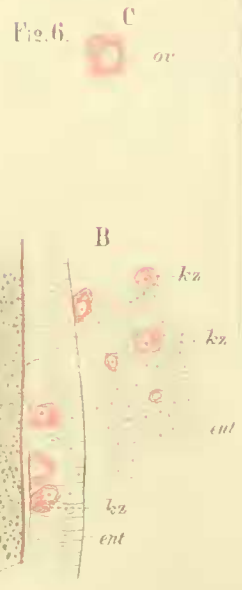
Figur 7. Plumularia echinulata. Nematophor eines weiblichen Stockes im optischen Schnitt. Man erkennt, dass dasselbe aus beiden Leibesschichten besteht; *Nz* Nesselzelle, *k* Kern des Entoderm-Fortsatzes im Innern des Nematophors.
Vergrösserung: 550.

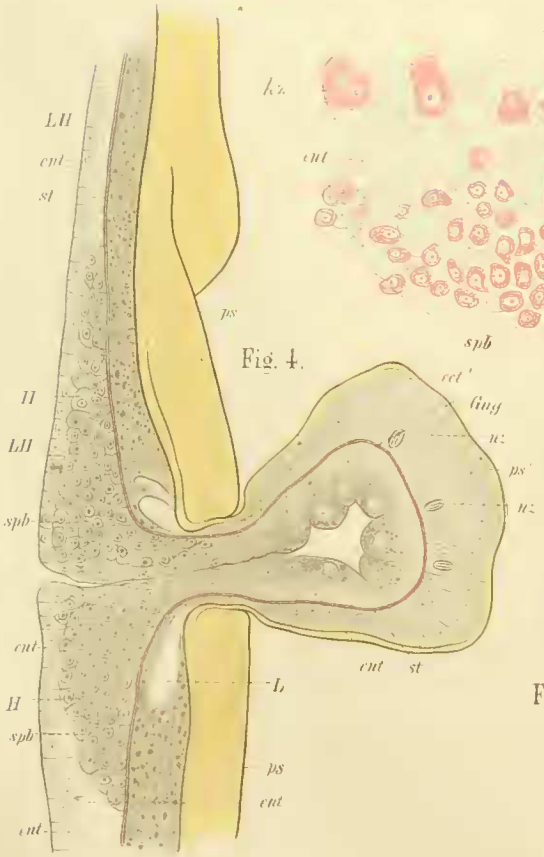
Figur 8. Sertularella polyzonias, Stück vom Stamm eines weiblichen Stockes oberhalb des obersten Gonangiums. *x* die Stelle, an welcher das nächste Gonangium hervorknospen wird; *Hy, Hy* Hydranthen; übrige Bezeichnungen, wie gewöhnlich. Im Entoderm liegt eine Menge von Eizellen (*ov*) verschiedner Grösse, die nicht im optischen Schnitt gezeichnet sind, wie die übrigen Theile der Zeichnung, sondern in Flächenansicht; die übrigen, in derselben Ebne gelegenen Entodermzellen sind weggelassen, und statt dessen der optische Schnitt des Entoderms unter den Eizellen hinlaufend angegeben, die Stützlamelle (*st*) roth.
Vergrösserung: 95.

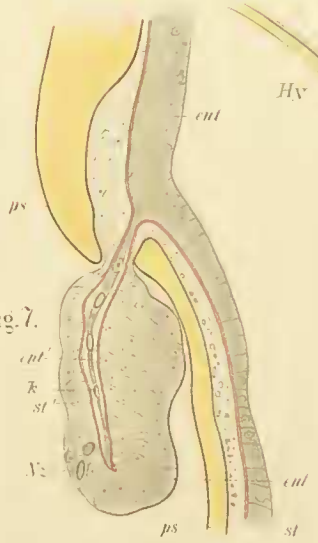


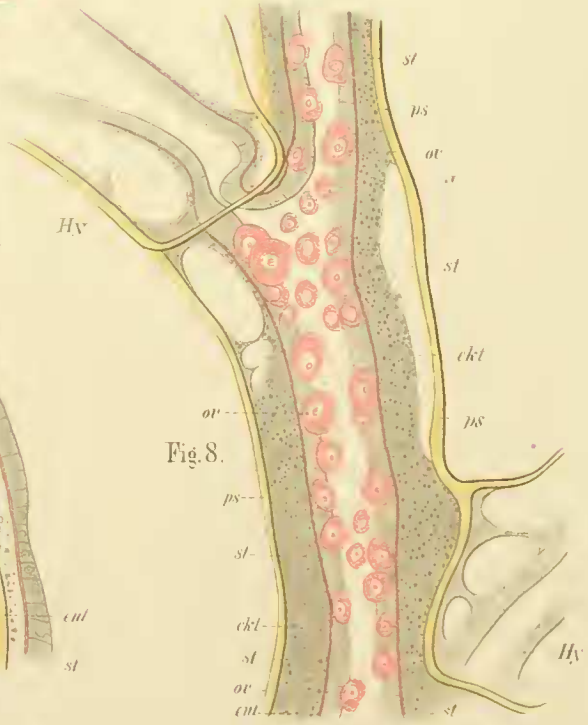












Phumularia echinulata. 5 u. ≷

Tafel VIII.

Plumularia echinulata.

Tafel VIII.

Plumularia echinulata.

Alle Figuren nach Carmin- oder Hämatoxylin-Präparaten.

Figur 1. Optischer Schnitt des Stammes, zugleich Flächenansicht der antizooiden Fläche des Entoderms; 27stes Glied des Stammes von der Spitze abwärts gerechnet. Man sieht Perisarc, Ektoderm, Stützlamelle und Entoderm im optischen Schnitt; in Letzterem liegen zwischen den Entodermzellen grosse und kleine Eizellen (*ov*). Auf der abgewandten (concaven) Hälfte der Entodermfläche (*ent'*) liegen ausser den blassen und hellen epithelialen Entodermzellen, noch andere, dunklere, stärker gefärbte mit grösserem Kern (*uci*). *St* Stamm, *A* Ast.
Vergrösserung: 280.

Figur 2. Eizelle aus dem Coenosarc des Stammes in amöboider Bewegung erstarrt.
Vergrösserung: 390.

Figur 3. Ein Stück des Stammes mit den Anfängen zweier Aeste (Pinnulae, *Pi*). Man sieht die Eizellen in Gruppen im Stamm (*St*) und der Basis der Aeste liegen, und zwar sind nicht nur die im optischen Querschnitt liegenden eingezeichnet, sondern alle in der zooiden Fläche des Entodermrohrs gelegenen; *nph* Nematophoren, *Hy* Hydranth, *ps* Perisarc.
Vergrösserung: 95.

Figur 4. Erster Anfang der Bildung eines weiblichen Gonangiums. Man sieht ein Stück der Wandung des Stammes im optischen Schnitt; über der Ektodermkuppe (*Ek*) ist bereits ein halbmondförmiger Ausschnitt des alten, verhornten Perisarcs (*ps*) aufgelöst, während das tief liegende junge Perisarc (*ps'*) unverändert ist; *ov* Eizellen; *L* Lücke im Perisarc zur Seite der Ektodermkuppe.
Vergrösserung: 280.

Figur 5. Gonangium-Anlage um Weniges weiter entwickelt; das Perisarc ist fast durchbrochen und die Ektodermkuppe hat die tiefe Perisarc-Schicht (*ps'*) vor sich her in die Aushöhlung hineingetrieben. Die Eizellen (*ov*) sind in Flächenansicht gezeichnet, da alle höher lagen als der optische Schnitt der Ektodermkuppe.
Vergrösserung: 280.

Figur 6. Ein Stück des Stammes im optischen Schnitt. Oben sieht man den untern Theil eines ausgewachsenen Gonangiums (*Gng*), darunter eine junge Gonangium-Anlage, deren grosse Ektodermkuppe (*EK*) noch nicht begonnen hat, das Perisarc (*ps*) aufzulösen; im Entoderm sechs Eizellen (*ov*).
Carmin-Präparat. Vergrösserung: 280.

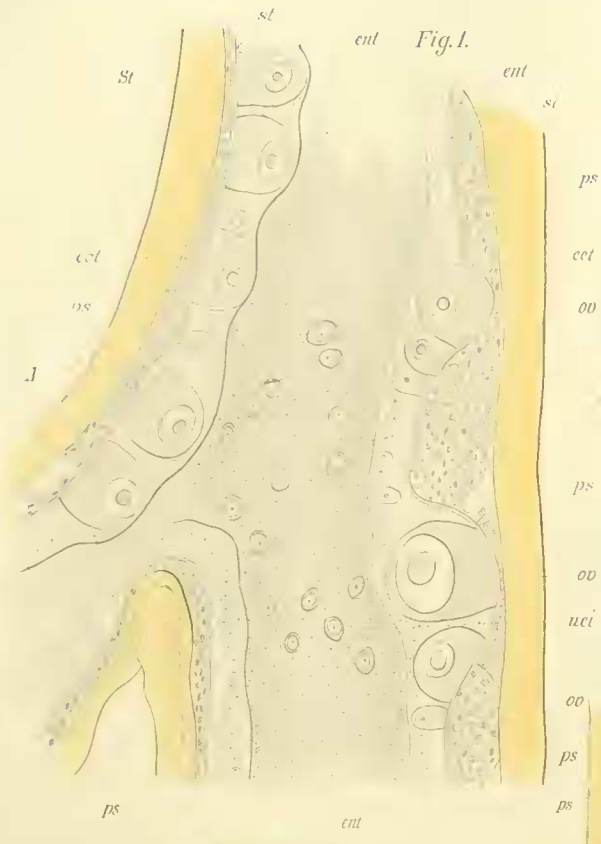
Figur 7. Weiter entwickelte Anlage eines weiblichen Gonangiums; das Perisarc ist durchbrochen, die Ektodermkuppe (*EK*) nach aussen vorgetreten, umhüllt von der mit vorgetriebenen tiefen und noch weichen Schicht des Perisarcs, die hier und in den folgenden Figuren roth angegeben ist, entsprechend der Carminfärbung, welche sie leicht annimmt (*ps'*); nur eine Eizelle unmittelbar unter der Gonangium-Knospe.
Vergrösserung: 280.

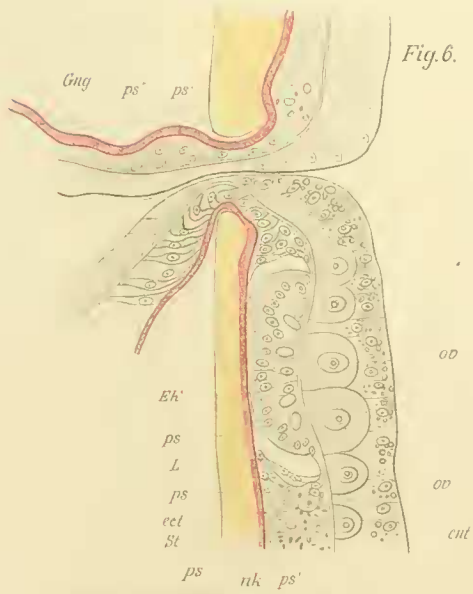
Figur 8. Aeltere Gonangium-Knospe. Beide Leibesschichten sind durch das Loch im Perisarc nach aussen hindurchgetreten, umhüllt von der weichen innern Perisarc-Schicht (*ps'*), deren weiter Abstand von der Knospe selbst nicht etwa blos auf Schrumpfung Letzterer durch den Alkohol beruht, sondern auf Ausscheidung einer gallertigen Masse, aus der das neue Perisarc sich bildet. Die Eizellen sind im Begriff, in die Gonangium-Anlage hinein zu rücken.
Vergrösserung: 280.

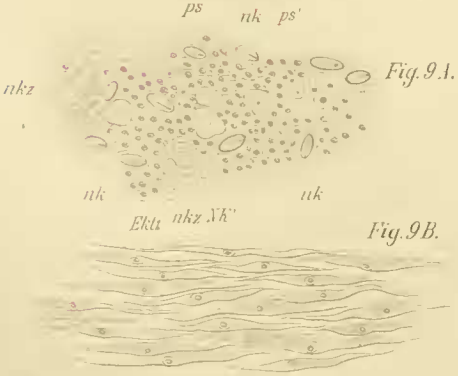
Figur 9. *A.* Flächenansicht von dem Ektoderm des Stammes; Einstellung auf die Oberfläche; *nkz* Nesselzellen, *nk* Nesselkapseln. — *B.* Die Längsmuskeln des Coenosarcs.
Vergrösserung: 540.

Figur 10. Stück des Stammes mit einer Gonangium-Anlage in Flächenansicht; *Ek* Ektodermkuppe, umgeben von dem Chitinrand der Durchbruchstelle (*ps*). Darunter liegen im Entoderm, welches in Flächenansicht gezeichnet ist, die Eizellen (*ov*); die Stützlamelle (*st*), das Ektoderm, sowie das Perisarc-Rohr nur an den Seiten und im optischen Schnitt gezeichnet.
Vergrösserung: 280.

Figur 11. Aeltere Gonangium-Knospe, in welche die Eizellen noch nicht eingetreten sind; im Ektoderm derselben haben sich Nesselkapseln entwickelt (*nk*), die Knospe ist umhüllt von neugebildetem, weichem und noch farblosem Perisarc (*ps''*).
Vergrösserung: 280.







Gustav Fischer

Plumularia echinulata

Tafel IX.

Plumularia, Aglaophenia, Sertularia und Antennularia.

Tafel IX.

Fig. 1—4 **Plumularia echinulata**, Fig. 5 u. 6 **Aglaophenia pluma**, Fig. 7 u. 8 **Sertularia pumila** und Fig. 9 **Antennularia antennina.**

Figur 1. Plumularia echinulata, junges weibliches Gonangium, in welches vom Stamm her eine Eizelle bereits eingetreten ist, während eine zweite noch im Entoderm des Stammes liegt; *L* Lücke im Ektoderm, *L'* künstliche Abhebung des Entoderms vom Ektoderm.
Vergrösserung: 280.

Figur 2. Aelteres weibliches Gonangium; eine schwache Ausstülpung des Blastostylrohrs (*Blst*), in welcher bereits Eizellen (*ov*) liegen, deutet die Bildung des ersten Gonophors (*Gph*) an. Die Sonderung in Deckenplatte (*Dkp*) und Blastostyl ist eingetreten, die erstere hat bereits begonnen einige Dornen (*Do*) zu treiben; *hz* Haftzipfel des Ektoderms, *St* Stamm.
Vergrösserung: 95.

Figur 3. Ausgewachsenes weibliches Gonangium von Plumularia, vom schlauchförmigen Blastostyl (*Blst*) ganz durchzogen, welches oben zur Deckenplatte (*Dkp*) sich erweitert und die Dornen (*Do*) trägt. Nur ein Gonophor (*Gph*) ist vorhanden und zwar mit halbreifen Eiern (*ov*), die in nischenförmigen Vertiefungen des blasenförmigen Spadix (*sp*) eingebettet sind. Im Anfang des Blastostyls liegen aber noch jüngere Eizellen (*ov'*) für ein zweites Gonophor; *ect* Ektoderm des Blastostyls, *ect*1 gemeinsame Gonophoren-Hülle, *ect*2 Wandung des Gonophors, nur scheinbar einfach, in Wahrheit aus mehreren Lagen zusammengesetzt. Das Entoderm des Gonophors ist nicht im optischen Schnitt, sondern in Oberflächen-Ansicht gezeichnet und zwar von seinem Stiel an, wo *WGph* die als abgeschnitten dargestellte obere Wand des Gonophors bedeutet.
Tinktions-Präparat. Vergrösserung: 95.

Figur 4. Gonangium mit reifem Gonophor; in welchem 6 befruchtete und mit Schale umhüllte Eier liegen (die Eischale der schwachen Vergrösserung halber hier nicht angegeben). Im Blastostyl unten jüngere Eizellen (*ov'*).
Vergrösserung: 51.

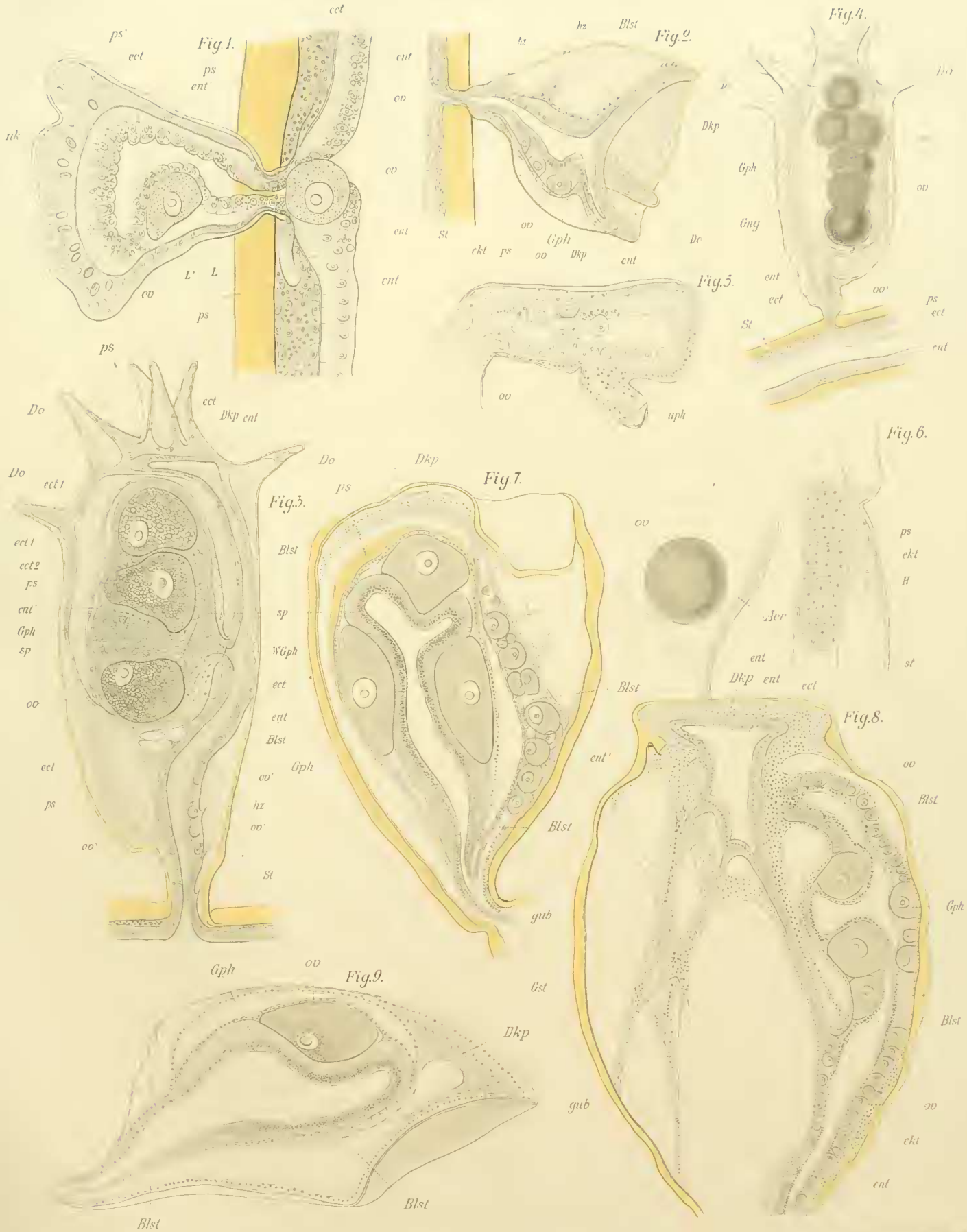
Figur 5. Aglaophenia pluma. Erste Anlage einer weiblichen Corbula, noch ohne Gliederung; *nph* Nematophor; im Entoderm liegen zahlreiche junge Eizellen (*ov*) (zum Theil im optischen Schnitt, zum Theil oberhalb desselben und dann in Flächenansicht dargestellt).
Vergrösserung: 148.

Figur 6. Aglaophenia pluma; die eine Wand einer etwas älteren, bereits aus drei Gliedern bestehenden Anlage einer männlichen Corbula im optischen Schnitt; nur das mittlere Glied ist dargestellt. Im Entoderm liegt eine Menge von Keimzellen unter den Epithelzellen, die primäre Hodenanlage (*H*) darstellend.
Vergrösserung: 368.

Figur 7. Sertularia pumila, weibliches Gonangium. Dasselbe enthält nur ein Gonophor (*Gph*) mit bereits ziemlich grossen Eiern, welche in Nischen des Spadix (*sp*) eingebettet sind. Die Eizellen des Gonophors liegen ausserhalb der Stützlamelle, die Wandung des Gonophors erscheint bei dieser schwachen Vergrösserung einfach. *Blst* Blastostyl, an dessen Basis das Gonophor entspringt, während weiter oben eine grössere Zahl Eizellen in ihm sichtbar sind, bestimmt, in das zweite, sich später bildende Gonophor einzutreten. Das erste Gonophor ist an seiner oberen Fläche bereits mit einer dicken Perisarc-Schicht (*ps*) überzogen, die bei seinem Austritt aus dem Gonangium zur Hülle der Acrocyste wird; *Dkp* Deckenplatte des Blastostyls.
Tinktions-Präparat. Vergrösserung: 148.

Figur 8. Sertularia pumila, älteres weibliches Gonangium. Das erste Gonophor ist bereits als Acrocyste (*Acr*) ausgetreten (nur der Stiel und der unterste Theil desselben ist noch sichtbar auf der Zeichnung); die Weichtheile haben sich aus der Acrocyste zurückgezogen und sind in der Rückbildung begriffen; *Gst* Stiel des ersten Gonophors, an der Spitze des Gonangiums sich erweiternd zu einer geräumigen Deckenplatte mit deutlicher Entodermlage (*ent'*). *Gub* Gubernacula, welche durch ihre Verkürzung das schrumpfende Gonophor vollends herabziehen. Höher oben am Blastostyl ist ein zweites Gonophor (*Gph*) in der Bildung begriffen und darüber endet das Blastostyl blindsackartig (*Blst'*); dasselbe enthält unterhalb und oberhalb des Gonophors zahlreiche junge Eizellen.
Tinktions-Präparat. Vergrösserung: 148.

Figur 9. Antennularia antennina, junges weibliches Gonangium. Man erkennt, dass hier ein ächtes Gonangium, nicht ein blosses mit Chitinskelett umgebenes Gonophor vorliegt. Von dem Blastostyl (*Blst*), dessen Deckenplatte (*Dkp*) zur Seite gekrümmt ist, entspringt ein Gonophor (*Gph*), welches nur ein einziges Ei enthält. Im Blastostyl sind keine weiteren Eizellen mehr enthalten, wie denn auch ein zweites Gonophor nicht gebildet wird. Der feinere Bau der Hülle des Gonophors ist bei dieser Vergrösserung, wie überhaupt im optischen Schnitt, nicht erkennbar; dieselbe besteht aus den sehr dünnen und dicht aufeinander gepressten Schichten der Medusenglocke.
Tinktionspräparat. Vergrösserung: 148.



Gustav Fischer

Fig. 1–4. Plumularia; Fig. 5 u. 6. Aglaophenia
Fig. 7 u. 8. Sertularia; Fig. 9. Antennularia.

Tafel X.

Gonothyraea Lovenii.

Tafel X.

Gonothyraea Lovenii.

Figur 1. Erste Anlage eines weiblichen Gonangiums, in der Gabelung zwischen dem Hauptast (*A'*) und einem Hydranthenstiel (*A''*) hervorsprossend, aber dem Letzteren angehörend. Dasselbe ist zapfenförmig und enthält noch keine Eizellen, die jedoch grade im Begriff sind einzuwandern (*ov*); sie mussten, da sie nicht im optischen Schnitt des Entoderms lagen, in Flächenansicht eingezeichnet werden.

Vergrösserung: 280.

Figur 2. Etwas älteres weibliches Gonangium. Man sieht hier deutlich, dass das Gonangium (*Gng*) nicht eigentlich in der Achsel zwischen dem Ast (*A*) und dem Hydranthen (*Hy*) entspringt, sondern vielmehr von der Basis des Hydranthenstiels (*Stl*) selbst. Dasselbe zeigt bereits die beginnende Trennung in Deckenplatte (*Dkp*) und Blastostyl im engeren Sinn, und in seinem Innern liegen bereits mehrere Eizellen, während andere an seiner Basis angelangt, sich zur Einwanderung anschicken. Auch in dem Ast liegen Eizellen (*ov*) im Entoderm zerstreut. X Punkt, an welchem das nächste Gonangium sich bilden wird, an der Basis des hier nicht ausgezeichneten Hydranthen (*Hy*).

Vergrösserung: 95.

Figur 3. Weibliches Blastostyl etwa desselben Stadiums, an welchem sich das erste Gonophor (*Gph*) und die Trennung in eigentliches Blastostyl und Deckenplatte (*Dkp*) vorbereitet. Mehrere Eizellen sind in der Einwanderung begriffen und das Entoderm des Stammes (*St*) liegt voll von ihnen.

Vergrösserung: 280.

Figur 4. Junges, weibliches Gonophor, nach dem Leben. Zwei Eizellen sind bereits in das Gonophor eingetreten, die dritte liegt noch im Entoderm des Blastostyls; *ect* gemeinsame Hülle der Gonophoren, *ect'* Ektoderm des einzelnen Gonophors.

Vergrösserung: 390.

Figur 5. Noch jüngeres Stadium eines weiblichen Gonophors, optischer Schnitt, Tinktionspräparat. Man erkennt die Anlage der Medusenform, den einen Radiärkanal (*rad*), während der gegenüberliegende durch den Druck des angrenzenden zweiten Gonophors (*Gph II*) zur Seite gedrängt ist und nicht einmal die Entoderm-Lamelle deutlich zu erkennen war; *Glk* Glockenkern, *L* Leibesraum des Blastostyls, *L'* der des Gonophors. Noch kein Ei ist in das Gonophor eingetreten, eine grosse Eizelle (*ov*) aber liegt nahe an der Basis desselben in dem Entoderm des Blastostyls.

Vergrösserung: 390.

Figur 6. Weibliches Gonangium mit einem Meconidium (*Gph* 4) und drei jüngeren Gonophoren (*Gph* 3, 2 u. 1). Jedes derselben enthält drei Eizellen; *ect'* die Ektodermlage der Aussenfläche der Glocke, *ect'''* diejenige des Manubriums; der Spadix (*sp*) schickt einen medianen Fortsatz zwischen die 3 Eizellen hinein. *ov* Eizelle im Entoderm des Blastostyls (*Blst*).

Vergrösserung: 280.

Figur 7. Ein Stück Entoderm aus dem obern Theil eines Hauptastes (der Keimzone), rechts im optischen Querschnitt, links in Flächenansicht. Man sieht scheinbar alle Uebergänge von den gewöhnlichen Epithelzellen (*ent*) zu den Eizellen (*ov*). So zeigen die Zellen bei *ent'* nur den Inhalt der Zelle plasmareicher, den Kern aber noch unverändert, bei *ent''* ist die Zelle zugleich grösser geworden, bei *ent'''* auch der Kern verändert. Rechts im optischen Schnitt des Entoderms ist eine Zelle (*ent'*) etwas plasmareicher, ohne aber als Keimzelle betrachtet werden zu dürfen.

Vergrösserung: 540.

Figur 8. Steriles Gonangium mit einem keine Geschlechtszellen enthaltenden Meconidium (*Mec*) und vier ganz kümmerlich angelegten Gonophoren; keine Geschlechtszellen im Blastostyl (*blst*); *ekt'* Wucherung des Ektoderms mit blasigen Räumen (*vac*).

Vergrösserung: 95.

Gonothyraea Loveni

Tafel XI.

Gonothyraea, Halecium und Heterocordyle.

Tafel XI.

Fig. 1—4 **Gonothyraea** ♂, Fig. 5 u. 6 **Halecium** ♂ u. ♀, Fig. 7—9 **Heterocordyle** ♂ u. ♀.

Figur 1. Gonothyraea Lovenii, Anlage eines männlichen Gonophors; *ekt'* Wucherung des Ektoderms, aus welcher sich der Glockenkern bilden wird: optischer Schnitt. (Vergleiche den wirklichen Schnitt Taf. XXIV, Fig. 9).

Vergrösserung: 390.

Figur 2. Gonothyraea Lovenii; etwas ältere männliche Gonophoren-Anlage; der Glockenkern (*Glk*) hat sich gebildet; *ekt'* ektodermale Hülle des Gonophors; *ekt, ent* Wandung des Gonophors; optischer Schnitt.

Vergrösserung: 280.

Figur 3. Gonothyraea Lovenii; zwei etwas ältere männliche Gonophoren an ihrem Blastostyl (*Blst*) in situ dargestellt; optischer Schnitt. In dem jüngeren derselben (*Gph* 1) ist der Glockenkern (*Glk*) noch massiv und die Kuppe des Entoderm-Blindschlauchs noch eingedrückt von ihm, während in dem älteren Gonophor 2 der Glockenkern sich in relativ dünner Lage über die stark vordrängende Entodermkuppe ausgebreitet hat; in ersterem ist die Entoderm-Lamelle (*entl*) noch dick und kurz, in Letzterem dünn und langgestreckt, vermuthlich waren die Keimzellen in beiden Gonophoren zum Theil schon in den Glockenkern ausgewandert, ein andrer Theil aber noch im Entoderm zurück; Letztere waren auf dem optischen Schnitt aber nicht erkennbar. *ect* Ektoderm des Blastostyls, *ect'* Ektoderm des Gonophors, *ect''* ektodermale gemeinsame Hülle sämmtlicher Gonophoren.

Vergrösserung: 280.

Figur 4. Gonothyraea Lovenii; oberes Ende eines Gonangiums von einem sterilen männlichen Stock; optischer Schnitt. *Gth* Gonotheca, *ekt'* gemeinsame Gonophoren-Hülle, *Dkp* Deckenplatte. Zwei Meconidien sitzen aussen auf dem Gonangium (*Mec I* u. *II*), ein drittes liegt noch im Innern (*Mec III*). Alle sind wohl entwickelt mit Tentakeln (*tent*), Entoderm-Lamelle (*entl*) der Glocke und Manubrium (*Man*), allein es fehlt jede Spur von Geschlechtszellen, welche auf der Stützmembran des Manubriums (*Man*) aufgelagert sein sollten. *Blst* Blastostyl, *L* künstliche Lücke zwischen der Entoderm-Lamelle und dem äussern Ektoderm der Glocke.

Nach dem Leben gezeichnet. Vergrösserung: 280.

Figur 5. Halecium tenellum, Männchen. Basalstück eines Hydranthenstiels mit Hodenanlage (aus der Spitze des Stöckchens); Alauncarmin-Präparat, optischer Schnitt. *spb* Spermotoblasten in grosser Zahl das Entoderm erfüllend, aber von Epithelzellen gegen die Leibeshöhle hin überzogen; *hz* Haftzipfel des Ektoderms zur Befestigung am Perisarc (*ps*); *L* Leibeshöhle.

Vergrösserung: 410.

Figur 6. Halecium tenellum, Weibchen. Zwei Hydranthen mit ihren Stielen und einer Keimzone; in der Basis des unteren liegt eine Gruppe von Eizellen (*eiz*) im Entoderm, zugleich im optischen Schnitt und in Flächenansicht gezeichnet, während das übrige Entoderm nur im optischen Schnitt dargestellt ist. An derselben Stelle wird sich später ein Gonangium bilden.

Vergrösserung: 86.

Figur 7. Heterocordyle Conybeari. Querschnitt unterhalb der Kuppe eines weiblichen Blastostyls. Vier Gonophoren (*Gph*) mit je einer Eizelle (*eiz*) sind vom Schnitt getroffen, da aber die Stiele derselben etwas tiefer unten entspringen, so kommt der Ursprung aus dem Blastostyl nur theilweise noch in den Schnitt zu liegen; *sp* Spadix (Entodermschlauch) der Gonophoren. *Z, Z* Zottenartige Vorsprünge des Ektoderms am Blastostyl, in denselben Eizellen verschiedner Grösse (*eiz*). *ent* Entoderm des Blastostyls, *st* Stützlamelle.

Vergrösserung: 235.

Figur 8. Heterocordyle Conybeari. Männliches Blastostyl, Stück eines Längsschnittes. *Blst* Blastostyl; nur die eine Wand desselben ist dargestellt, von welcher das Gonophor (*Gph*) entspringt. Im Ektoderm dieser Wand liegen an zwei Stellen dunkler gefärbte Spermatoblasten (*spb*), ganz ähnlich denen des Hodens (*Ho*). *ps* Perisarc-Hülle des Gonophors; *ekt'* Ektoderm-Ueberzug des Hodens.

Vergrösserung: 310.

Figur 9. Heterocordyle Conybeari, aus dem Querschnitt eines weiblichen Blastostyls. *Z* Zotten des Ektoderms, in welchen kleine Eizellen und Uebergangsformen zwischen gewöhnlichen Ektodermzellen und jungen Eizellen. Die Stützlamelle liegt dem Entoderm noch fest an, hat sich aber vom Ektoderm an dieser Stelle losgelöst und man erkennt, dass sie mit Zacken und feinen Zipfeln in das Ektoderm eingreift.

Vergrösserung: 490.

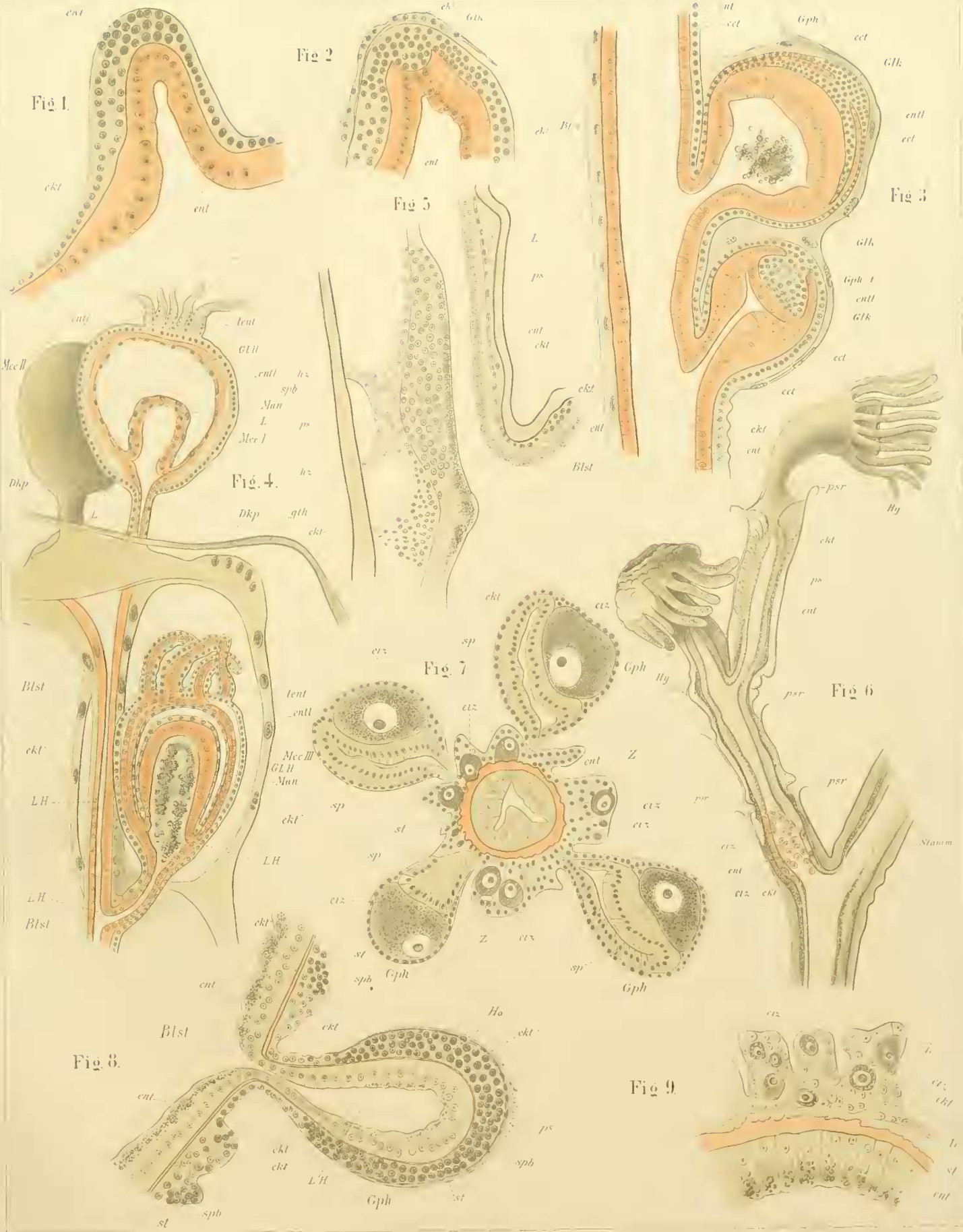


Fig. 1–4 Gonothyraea. Fig. 5 u. 6 Halecium. u. Fig. 7–9 Heterocordyle.

Tafel XII.

Medusenknospen und frei schwimmende Medusen.

Tafel XII.

Medusen-Knospen und frei schwimmende Medusen.

Figur 1. Corymorpha pendula, frei schwimmende Meduse, Längsschnitt des Manubriums. Das Ektoderm liegt voll von jungen Eizellen, deren kleinsten in der Tiefe auf der Stützmembran (*st*), während auf der Oberfläche ein blasiges Epithel (*ep*) liegt. Zwischen den gewöhnlichen, mit Körnern halb gefüllten Entodermzellen liegen zwei plasmareiche, dunkel tingirbare Drüsenzellen (*drz*).
Vergrösserung: 480.

Figur 2. Cladonema radiatum, Längsschnitt einer jungen Medusenknospe. Der Glockenkern (*Glk*) ist noch relativ dickwandig und besitzt eine noch kleine Höhle (*GlH*), *rad* Radiärkanäle, *LH* Leibeshöhle, *entk* Entodermkuppe (die Stelle des Entoderms, welche später zum Spadix auswächst).
Vergrösserung: 264.

Figur 3. Cladonema radiatum, Längsschnitt, ein Stück der Seitenwand des Manubriums einer jungen, schon losgelösten Meduse. Im Ektoderm Zellwucherung und Trennung der Zellen in plasmareiche Keimzellen (*Kz*) und wassrige, blasig aussehende Epithelzellen (*ep*). Im Entoderm mehrere plasmareiche, dunkel tingirte Drüsenzellen (*drz*).
Vergrösserung: 350.

Figur 4. Cladonema radiatum, Längsschnitt, Stück aus der Seitenwand des Manubriums einer jungen weiblichen frei schwimmenden Meduse. Starke Zellwucherung im Ektoderm, die kleinsten Keimzellen (*Kz*) sitzen der Stützmembran (*st*) auf, gegen die Oberfläche hin werden sie grösser und einige zeichnen sich schon durch Grösse und Beschaffenheit als Eizellen aus (*eiz*).
Vergrösserung: 350.

Figur 5. Cladonema radiatum. Ein ähnlicher Schnitt aus einer grösseren Meduse. In die Keimzellen (vermuthlich Nährzellen, *nz*) eingebettet liegen einzelne grosse Eizellen (*eiz*); *eiz'* Randschnitt einer solchen Eizelle; *k* Kerne der Epithelzellen; in den grossen Eizellen eigenthümliche kernähnliche, blasse Körper (Pseudozellen Kleinenbergs?).
Vergrösserung: 350.

Figur 6. Dendroclava Dohrnii, aus einem Längsschnitt einer jüngeren Medusenknospe, Seitenwand des Manubriums. Die Zellen des Ektoderms beginnen sich theilweise in Keimzellen (*Kz*) umzuwandeln, die sich durch körniges Protoplasma von den hellen Epithelzellen (*ep*) scharf abheben.
Vergrösserung: 490.

Figur 7. Dendroclava Dohrnii. Gleicher Schnitt einer älteren weiblichen Medusenknospe. Keimzellen (*Kz*) grösser, dunkler und zahlreicher als in Fig. 6, zum Theil auch schon deutlich von dünner epithelialer Membran überzogen.
Vergrösserung: 490.

Figur 8. Dendroclava Dohrnii, Längsschnitt einer noch jüngeren Medusenknospe als Fig. 6. *ps* Perisarc-Schicht: *Man* Manubrium, dessen dünne Ektodermschicht noch keine Spur von Keimzellen zeigt; *rad* Radiärkanäle, *rk* Ringkanal; *GlH* Glockenhöhle, *LH* Leibeshöhle.
Vergrösserung: 235.

Figur 9. Dendroclava Dohrnii.
A. Ein Stück eines ebensolchen Längsschnittes einer um Weniges älteren Medusenknospe, Seitenwand des Manubriums. Drei der Ektodermzellen haben sich in Keimzellen (*Kz*) umgewandelt.
B. Eine Keimzelle aus einer älteren Meduse, isolirt.
Vergrösserung: 480.

Figur 10. Perigonimus Cidaritis. Längsschnitt einer der Lösung nahe stehenden Medusenknospe. *Man* Manubrium, in dessen Ektodermbeleg noch keine Keimzellen enthalten sind: *tent* Tentakel schräg durchschnitten; *ve* Velum nach einwärts geschlagen, *GlH* Glockenhöhle, *LH* Leibeshöhle; *ekt, ekt', ekt''* die drei Ektodermschichten.
Vergrösserung: 250.

Figur 11. Perigonimus Cidaritis. Stück eines Längsschnittes des Manubriums. Wucherung der Ektodermzellen und Bildung einer Keimzellen-Schicht (*Kz*).
Vergrösserung: 480.

Figur 12. Bougainvillia fruticosa; Längsschnitt einer jungen Medusenknospe. Das sich grade erst erhebende Manubrium (*Man*) zeigt noch keine Keimzellen. *GlH* die noch sehr kleine Glockenhöhle, *LH* Leibeshöhle, *rad* Radiärkanäle, *Glm* Einstülpung des Ektoderms über dem Glockenkern zur Bildung des Glockenmunds (*Glm*); *ps* dünnes, farbloses Perisarc.
Vergrösserung: 350.

Figur 13. Bougainvillia fruticosa. Längsschnitt einer älteren Medusenknospe. Im Ektoderm des Manubriums (*Man*) ist Zellwucherung eingetreten und die Bildung von Keimzellen (*Kz*) hat begonnen; *LH* Leibeshöhle, *GlH* Glockenhöhle, *ve* Velum noch geschlossen, *Bl* Bulbi der Tentakel, *Rk* die später mit dem Ringkanal zusammenhängende Leibeshöhle des Bulbus.
Vergrösserung: 350.

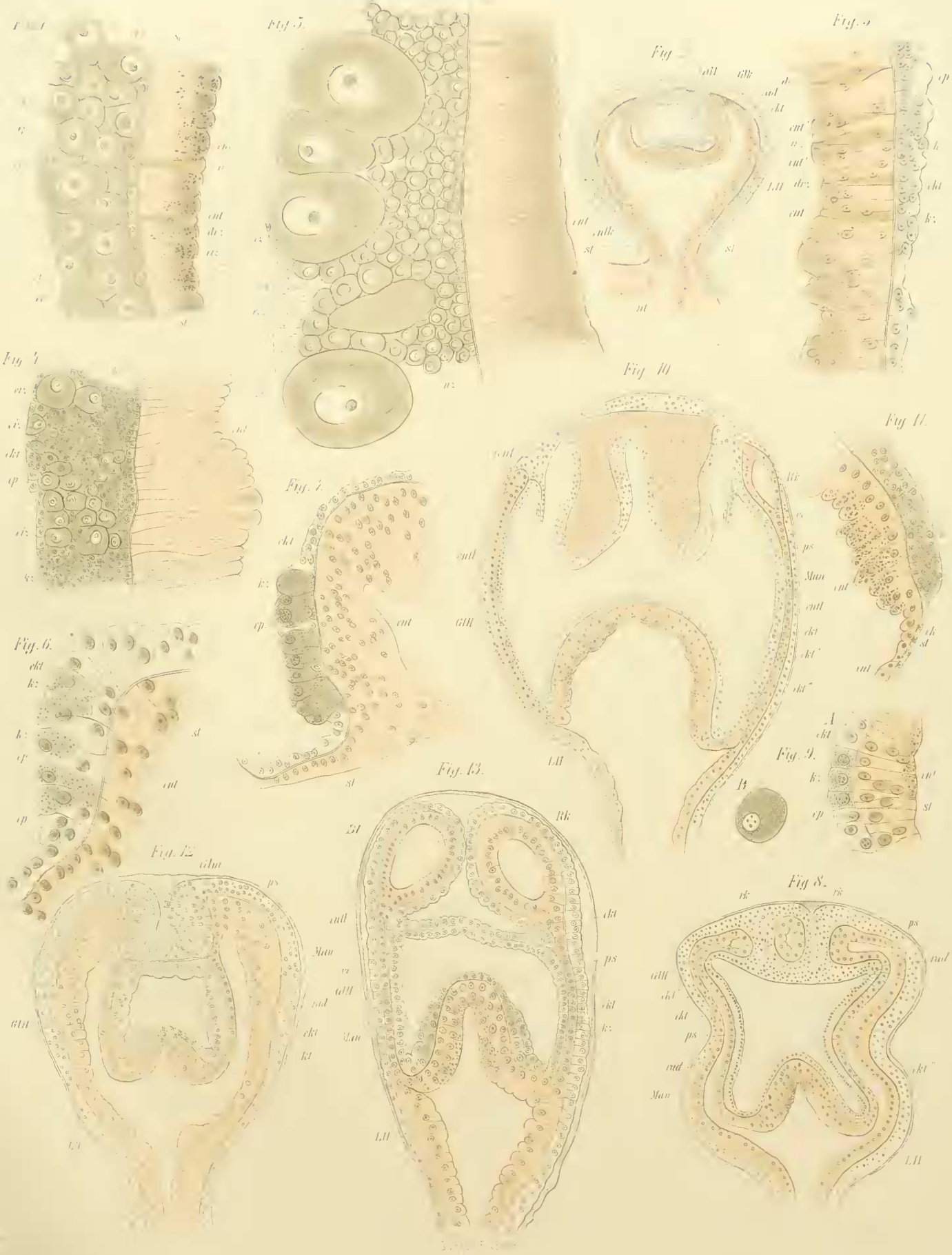


Fig. 1. Corymorpha. Fig. 2–5. Cladonema. Fig. 6–9. Dendroclava.
Fig. 10–11. Pelagonivius. Fig. 12–13. Bougainvillea.

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.

Coryne

Tafel XIII.

Coryne pusilla und Var. napolitana.

Fig. 1—11 weibliche, Fig. 12—18 männliche Gonophoren.

Figur 1. Coryne pusilla, ganz junge weibliche Gonophoren-Knospe. Die Zellen des Entoderms stark tingirt, die des Ektoderms in Vermehrung begriffen, stellenweise in doppelter Lage.
Optischer Schnitt eines Tinctionspräparates. Vergrösserung: 480.

Figur 2. Etwas ältere weibliche Gonophoren-Knospe im optischen Schnitt. In der Kuppe des Entodermschlauchs hat sich ein solides Convolut von Zellen gebildet, an dem sich schon die Trennung in die Keimzellen (*kz*) und die Zellen der Entodermlamelle (*entl*) vorbereitet, *ent'* die Entodermzellen der Knospe, *ent* die der Hydranthen-Wand. Das Ektoderm der Knospe ist nicht mehr geschichtet.
Vergrösserung: 480.

Figur 3. Coryne pusilla var. napolitana. Längsschnitt einer jungen weiblichen Gonophoren-Knospe. Keimzellen (*kz*) und Epithelzellen des Entoderms grenzen sich scharf voneinander ab, zwischen beiden hat sich eine quere, ganz grade Scheidewand (*st'*) vom Aussehen einer gewöhnlichen Stützlamelle (*st*) gebildet; *ent* Entoderm der Hydranthen-Wand, *s* Stützlamelle derselben.
Vergrösserung: 480.

Figur 4. Coryne pusilla, etwas älteres weibliches Gonophor nach dem Leben gezeichnet. Alle Keimzellen (*kz*) sind noch gleich und nicht zu unterscheiden von den männlichen Keimzellen desselben Stadiums (Fig. 16). Die Entodermlamelle umschliesst die Keimzellen vollständig; zwischen ihr und dem Ektoderm eine breite Spalte. Die Kerne sind nur so weit eingezeichnet, als sie am lebenden Objekt erkennbar waren.
Vergrösserung: 280.

Figur 5. Coryne napolitana, Längsschnitt eines etwas älteren weiblichen Gonophors. Das Ovarium (*ov*) ist hufeisenförmig gekrümmt, es enthält grössere und kleinere Zellen mit grossen und kleinen Kernen, nur die ersteren sind Keimzellen; *tpr* Tunica propria, innerste Hülle des Ovariums; *ps* eine ungemein zarte Perisarc-Schicht.
Vergrösserung. 310.

Figur 6. Coryne napolitana, Querschnitt eines jungen weiblichen Gonophors. Das Ovarium (*ov*) enthält ausser den grossen körnigen Kernen der Keimzellen an der Peripherie und ganz in der Tiefe einzelne kleinere Kerne epithelialer Natur; die oberflächlich gelegenen bilden etwas später die feine Tunica propria (*tpr*) um das Ovarium. Die Zellgrenzen der Keimzellen waren nicht deutlich zu erkennen und sind deshalb ganz fortgelassen. Im Ektoderm einzelne Nesselkapseln (*nk*), darunter die von zwei feinen Stützlamellen begrenzte Entodermlamelle.
Vergrösserung: 480.

Figur 7. Coryne napolitana, Querschnitt eines etwas älteren Gonophors. Die Zellgrenzen der Keimzellen sind hier meist deutlich; zwischen ihnen liegen an der Oberfläche des Ovariums die kleinkernigen Epithelzellen der Tunica propria (*tpr*); *st, st, st''* die drei von aussen nach innen sich folgenden Stützlamellen, *st* zwischen äusserer Ektodermlage der Glockenwand und der Entodermlamelle (*entl*), *st'* zwischen dieser und der dünnen Epithellage auf ihrer Innenfläche, *st''* zwischen Ovarium (morphologisch dem Ektoderm des Manubriums entsprechend) und dem Spadix.
Vergrösserung: 310.

Figur 8. Coryne napolitana, Stück eines Querschnittes von einem älteren weiblichen Gonophor. Der Unterschied zwischen Eizellen und Nährzellen tritt hervor (*eiz* u. *nz*). Man unterscheidet deutlich drei Hüllen des Ovariums: das Ektoderm mit einer dünnen Perisarc-Schicht (*ps*), die Entodermlamelle (*entl*) und die Tunica propria (*tpr*). Am untern Ende der Zeichnung hat sich das Ektoderm von der Entodermlamelle abgehoben.
Vergrösserung; 310.

Figur 9. Coryne pusilla, Keimzellen durch Druck aus einem lebenden Gonophor ausgetreten; *eiz* Eizellen, *nz* Nährzellen.
Vergrösserung: 280.

Figur 10. Ebensolche Keimzellen aus einem etwas älteren Gonophor, lebend gezeichnet, *eiz* Eizellen, *nz* Nährzellen; Letztere beginnen schon an Grösse abzunehmen.

Vergrösserung: 280.

Figur 11. Coryne pusilla, nahezu reifes weibliches Gonophor, nach dem Leben im optischen Schnitt gezeichnet; *sp* Spadix undurchsichtig durch braunes Pigment. An der Spitze die Entodermlamelle pelottenförmig verdickt.

Vergrösserung: 95.

Figur 12. Coryne napolitana, junges männliches Gonophor, Längsschnitt; in dem blinden Ende des Entodermschlauchs ist eine starke Zellvermehrung in Gang; man unterscheidet bereits die eigentlichen Entodermzellen von den Keimzellen (*kz*), Ektoderm einschichtig.

Vergrösserung: 480.

Figur 13. Coryne pusilla, etwas älteres männliches Gonophor. Die Scheidung der im Entoderm liegenden Zellwucherung in die Keimzellen (*kz*), die Zellen der Entodermlamelle (*entl*) und diejenigen der Entodermkuppe (*entk*) ist angedeutet.

Optischer Schnitt. Vergrösserung. 480.

Figur 14. Coryne pusilla, etwas älteres männliches Gonophor im optischen Längsschnitt. Die Zahl der Keimzellen hat zugenommen, ihre Scheidung von der Entodermlamelle (*entl*) ist deutlicher geworden.

Vergrösserung: 480.

Figur 15. Coryne napolitana, junges männliches Gonophor, Längsschnitt. Zwischen dem Hoden (*Ho*) und der Entodermkuppe (*entk*) hat sich eine scharfe Grenze gebildet, die Fortsetzung der im untern Theil des Gonophors sehr dicken Stützlamelle (*st*); die Entodermlamelle (*entl*) hat sich differenzirt.

Vergrösserung: 310.

Figur 16. Coryne pusilla, etwas älteres männliches Gonophor, nach dem Leben im optischen Längsschnitt gezeichnet. Der Hoden (*Ho*) ist sehr scharf abgegrenzt und nach aussen locker von der Entodermlamelle umgeben (*entl*). Moment der Diastole des Gonophors, die Körnchen kreisen lebhaft in der Leibeshöhle umher, wie die Pfeile andeuten.

Vergrösserung: 280.

Figur 17. Coryne napolitana, älteres männliches Gonophor, Längsschnitt. Der Hoden (*Ho*) wird scheinbar nur von zwei Häuten umgeben, dem Ektoderm und der Entodermlamelle (*entl*). Doch bemerkt man zwischen Letzterer und der Oberfläche des Hodens noch eine feinste cuticulare Haut, der in grossen Abständen Kerne anhängen; dies ist die später sich schärfer abgrenzende Tunica propria (*tpr*).

Vergrösserung: 310.

Figur 18. Coryne napolitana, Querschnitt eines jüngeren männlichen Gonophors. Zu innerst der Querschnitt des Spadix (*sp*), umgeben von der Stützlamelle (*st*), darauf der Mantel von Spermatoblasten, der Hoden (*Ho*), der zunächst von der feinen Tunica propria (*tpr*), dann von der Entodermlamelle (*entl*) und dem Ektoderm umgeben ist.

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 480.

Tafel XIV.

Corydendrium parasiticum.

Tafel XIV.

Corydendrium parasiticum.

Figur 1. Stück eines weiblichen Stocks. Das Perisarc ist gelb, die Weichtheile röthlich angegeben, mit Ausnahme des spinnwebartigen Ektoderms im Innern der Perisarc-Röhren. Dieses ist nur an einigen Stellen eingezeichnet und zwar ohne besondere Farbe (*ekt*). Man erkennt die dichotomische Verästelung der Coenosarc-Röhren und ihr Verhältniss zum Perisarc, ebenso auch die einzelnen Regionen der Hydranthen: das Köpfchen (*K*), den Rüssel (*R*), den Hals (*H*), die Cambiumzone (*camb*) und den Hydranthenstiel (*Hst*), an welchem das Gonophor (*Gph*) sitzt.

Vergrösserung etwa 20.

Figur 2. Junges weibliches Gonophor in Verbindung mit der Keimzone seines Hydranthenstiels (*Hst*); *camb* Beginn der Cambium-Zone des Hydranthen. Ueberall im Entoderm des Hydranthenstiels liegen Eizellen, theils schon grössere (*ov*), theils ganz junge (*ov'*), alle bedeckt von Epithelschicht. Im untersten Abschnitt des Hydranthenstiels ist das Entodermrohr in Flächenansicht dargestellt, sonst im optischen Längsschnitt.

Carminpräparat. Vergrösserung: 86.

Figur 3. Hydranth mit männlichem, der Reife nahen Gonophor. Dasselbe ist bereits stark gewachsen und stösst oben an die Cambium-Zone (*camb*) des Hydranthen an, während sein Stiel (*Gst*) sich nach unten zurückkrümmt und so die Spannkraft allmälig gewinnt, sich neben der Cambial-Region nach aussen durchzuzwängen; *spb'* sind nicht einzelne Keimzellen, sondern Gruppen von sehr kleinen Spermatoblasten, welche je einer primären Keimzelle ihren Ursprung verdanken; ihre Kerne färben sich mit Carmin ungemein stark.

Vergrösserung; 52.

Figur 4. Aus einem männlichen Hydranthenstiel weit unterhalb des Gonophors, Flächenansicht des Entoderms. Zwischen den Epithelzellen liegen Zellen mit plasmareichem Körper („Plasma-Zellen"), irrthümlich von mir eine Zeit lang für Keimzellen gehalten (*uei*), aus denen die Spermatoblasten hervorgingen; einige davon noch von derselben Grösse wie die Epithelzellen.

Vergrösserung: 480.

Figur 5. Spermatoblasten aus einem jungen Gonophor:

A. ein Haufen von Spermatoblasten, der vermuthlich von einer primären Keimzelle abstammt, Profilansicht, *st* Stützlamelle.

B. Flächenansicht eines solchen Haufens.

C. Einzelne durch wiederholte Theilungen aus den primären Keimzellen hervorgegangene Spermatoblasten verschiednen Alters.

Vergrösserung: 540.

Figur 6. Hydranthenstiel mit der ersten, noch soliden Anlage eines männlichen Gonophors. Bei *Ho* enorme Verdickung des Entoderms durch Wucherung der Spermatoblasten, welche auch in der Umgebung zerstreut im Entoderm vorhanden sind; in der gegenüberliegenden Wand des Hydranthenstiels liegen einzelne Keimzellen und Keimzellen-Gruppen.

Vergrösserung: 148.

Figur 7. Junges männliches Gonophor; das Entoderm, soweit es von Spermatoblasten erfüllt ist, ist roth angegeben, entsprechend der starken Carminfärbung des Präparats an diesen Stellen. Meist sind nur die Kerne der Spermatoblasten als schwarze Punkte angegeben, an mehreren Stellen aber auch die Zellgrenzen. Man erkennt deutlich, dass nur das Entoderm die Sexual-Elemente enthält.

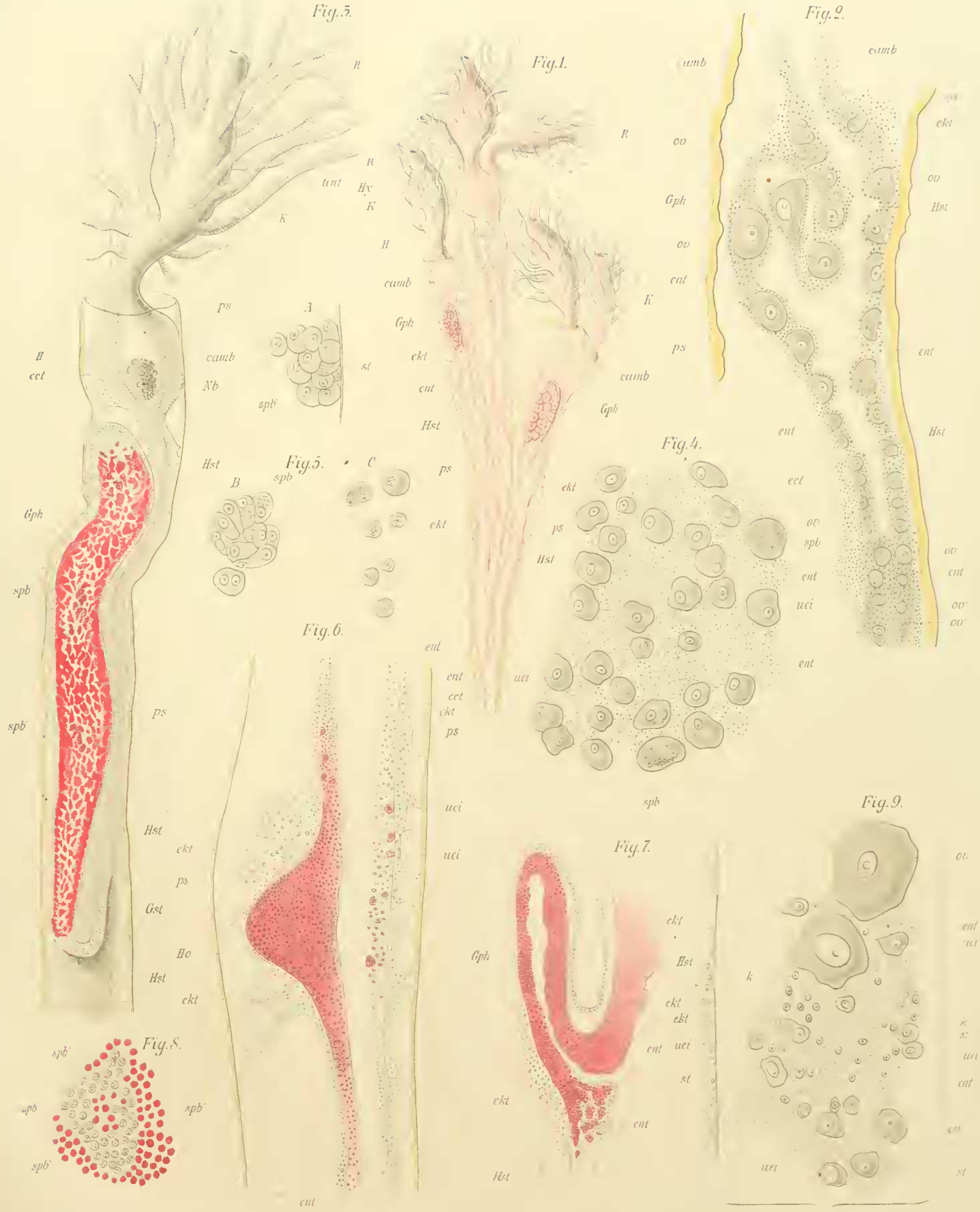
Vergrösserung: 148.

Figur 8. Ein Spermatoblast (*spb*) aus einem jüngeren Gonophor. Die Kerne desselben sind zum grösseren Theil noch achromatisch, d. h. färben sich noch nicht mit Carmin, während die der unmittelbar an ihn angrenzenden Spermatoblasten (*spb'*) schon stark chromatisch sind; von Letzteren sind nur einige der Kerne angegeben.

Vergrösserung: 480.

Figur 9. Unterer Theil der Keimzone eines weiblichen Hydranthenstiels, Flächenansicht eines Stücks vom Entodermrohr; an beiden Seiten die Stützlamelle (*st*), links auch das Ektoderm im optischen Schnitt angegeben. Zwischen den Entodermzellen liegen grössere und kleinere Eizellen (*ov*) und noch undifferenzirte Keimzellen (*k*), deren stärker tingirbarer Kern sie von den Entodermzellen unterscheidet, sowie Keimzellen im Beginn der Differenzirung (*uei*), noch klein, aber mit plasmareichem Körper. Alle scheinen in derselben Fläche zu liegen wie die Epithelzellen des Entoderms, sind aber in Wahrheit von einer dünnen Schicht von Epithelkörpern gegen die Leibeshöhle hin überzogen.

Tinctionspräparat. Vergrösserung: 310.



Gustav Fischer

Coryidendrium parasiticum

Tafel XV.

Corydendrium und Cordylophora.

Tafel XV.

Fig. 1—5 **Corydendrium parasiticum**, Fig. 6 u. 7 **Cordylophora lacustris.**

Figur 1. Corydendrium, Keimzone eines jungen weiblichen Hydranthen. Das Perisarc-Rohr ist noch dünn und zwar links doppelt (*ps* u. *ps'*), während rechts ein Zwillingshydranth anlag, der mit von demselben äussern Perisarc-Rohr (*ps'*) umhüllt war. *H* Hals des Hydranthen, *cmbz* Cambiumzone desselben, beide im optischen Schnitt gezeichnet, während die darauf folgende Keimzone des Hydranthenstiels (*Hst*) das (roth gehaltene) Entodermrohr in Oberflächen-Ansicht gibt, nur das Ektoderm und Perisarc im optischen Schnitt. Die kleinen Kerne der Ento- und Ektodermzellen sind nur als schwarze Punkte angegeben; zwischen den Entodermzellen eine ziemliche Zahl von Eizellen (*ov*) verschiedner Grösse und zwar die grössten weit oben.

Vergrösserung: 136.

Figur 2. Corydendrium, ein schon ziemlich weit ausgebildetes, aber noch nicht aus dem Perisarc-Rohr (*ps, ps'*) des Hydranthen hervorgedrungenes weibliches Gonophor (*Gph*), optischer Schnitt; Entoderm roth, Ektoderm farblos angegeben. Im Gonophor liegen die Eizellen (*ov*) innerhalb follikelartiger Aussackungen des Entoderms (*F*). Das Ektoderm des Gonophors ist in zahlreiche Haftzipfel (*HZ*) ausgezogen, die sich links an die Oberfläche des (im optischen Schnitt gezeichneten) Hydranthen, rechts ans Perisarc anhefteten. Die Spitze des Gonophors ist eingekeilt zwischen dem Perisarc und der Cambium-Zone (*Cmbz*) des Hydranthen, daher die Krümmung des Gonophors und seines Stiels (*Gst*). Eizellen sind weder in Letzterem noch auch im Hydranthenstiel (*Hst*) mehr vorhanden.

Vergrösserung: 86.

Figur 3. Corydendrium, weibliches Gonophor zur Hälfte aus dem Perisarc-Rohr (*PsR*) seines Hydranthen hervorgewachsen, sein Stiel (*Gst*) ganz grade und so lange, dass er in der Zeichnung nicht ganz wiedergegeben werden konnte. Vom Hydranthen ist nur der Stiel (*Hst*) angegeben. Optischer Schnitt. Die Eizellen (*ov*) sind nicht nur gegen die Leibeshöhle hin, sondern auch gegen die Stützlamelle hin von einer Entodermschicht umschlossen, liegen also in geschlossnen Follikeln (*F*); *oe* die Stelle an der Spitze des Gonophors, an welcher sich demnächst die Oeffnung zum Ausschlüpfen der Eier bilden wird.

Vergrösserung: 52.

Figur 4. Corydendrium, ein weibliches Gonophor, aus dem die befruchteten Eier bereits ausgeschlüpft sind und der noch sehr dünnen Perisarc-Hülle des Gonophors aufgekittet; sie befinden sich in den ersten Furchungsstadien und sind von einer derben Dotterhaut (*mv*) umgeben. *PsR* Rand des Perisarc-Rohrs des Hydranthen, von welchem das Gonophor hervorwuchs. Der Stiel des Gonophors musste aus Mangel an Platz wegbleiben. An der Spitze des Gonophors die Oeffnung (*oe*), welche von sehr blasser, schwer sichtbarer Kittsubstanz (*ki*) umgeben ist. Im Innern des Gonophors liegen die Follikelwände (*Fw*), welche durch das Auskriechen der Eier strangartig ausgezogen sind und bis in die Oeffnung (*oe*) hinreichen; sie sind nicht wie das übrige Entoderm roth angegeben, um ihre körnige, den Zerfall vorbereitende Beschaffenheit besser hervortreten zu lassen; auch sind einige eingezeichnet, die nicht in, sondern über der optischen Schnittebne lagen (*Fw'*). Die Zahl der dem Gonophor aufgekitteten Eier betrug im Präparat vier, doch müssen es der Zahl der Follikelwandungen nach ursprünglich mehr gewesen sein.

Vergrösserung: 148.

Figur 5. Corydendrium, zwei Hydranthen nebst einem weiblichen Gonophor, aus welchem sich die Weichtheile (*Gph*) zurückzuziehen im Begriff sind. Die Eier (*ov*) sitzen der derben, vom Gonophor ausgeschiednen Perisarc-Scheide (*ps*) auf. *PsR* Rand des Perisarc-Rohrs, soweit dasselbe vom Hydranthen A (*Hy A*) gebildet war, als das Gonophor nach aussen hervorbrach; von da ab haben Hydranth und Gonophor gesonderte Perisarc-Scheiden gebildet; *PsR'* Rand des Perisarc-Rohrs des jüngeren Hydranthen B (*Hy B*); *Gst* Stiel des Gonophors, *Hst* Stiel des Hydranthen.

Vergrösserung: 30.

Figur 6. Cordylophora, Stück eines jungen weiblichen Seitenhydranthen, an dem ein Gonophor (*Gph*) sich eben anlegt, als einfache Ausstülpung der Leibeswand. In dem Ektoderm desselben liegen bereits mehrere Eizellen, während eine grössere Zahl von solchen sich weiter unten im Stiel des Hydranthen befindet, alle im Ektoderm. Der Hydranth ist im optischen Längsschnitt gezeichnet, *K* der Anfang seines Köpfchens, *H* sein Hals, die Eizellen aber sind theils im optischen Schnitt (*ov*), theils in Flächenansicht (*ov'*) gezeichnet, und man muss sie sich alle in der Ebne des Ektoderms liegend vorstellen; es sind sämmtliche Eizellen angegeben, welche auf der dem Beschauer zugekehrten Hälfte des Hydranthenstiels vorhanden waren.

Vergrösserung: 280.

Figur 7. Cordylophora, aus dem Ektoderm der Keimzone eines Haupthydranthen, Flächenansicht. Man sieht neben ausgesprochenen Eizellen (*ov*) und Epithelzellen (*ekt*) auch zwei Uebergangsformen zwischen beiden (*ov'*).

Vergrösserung: 310.

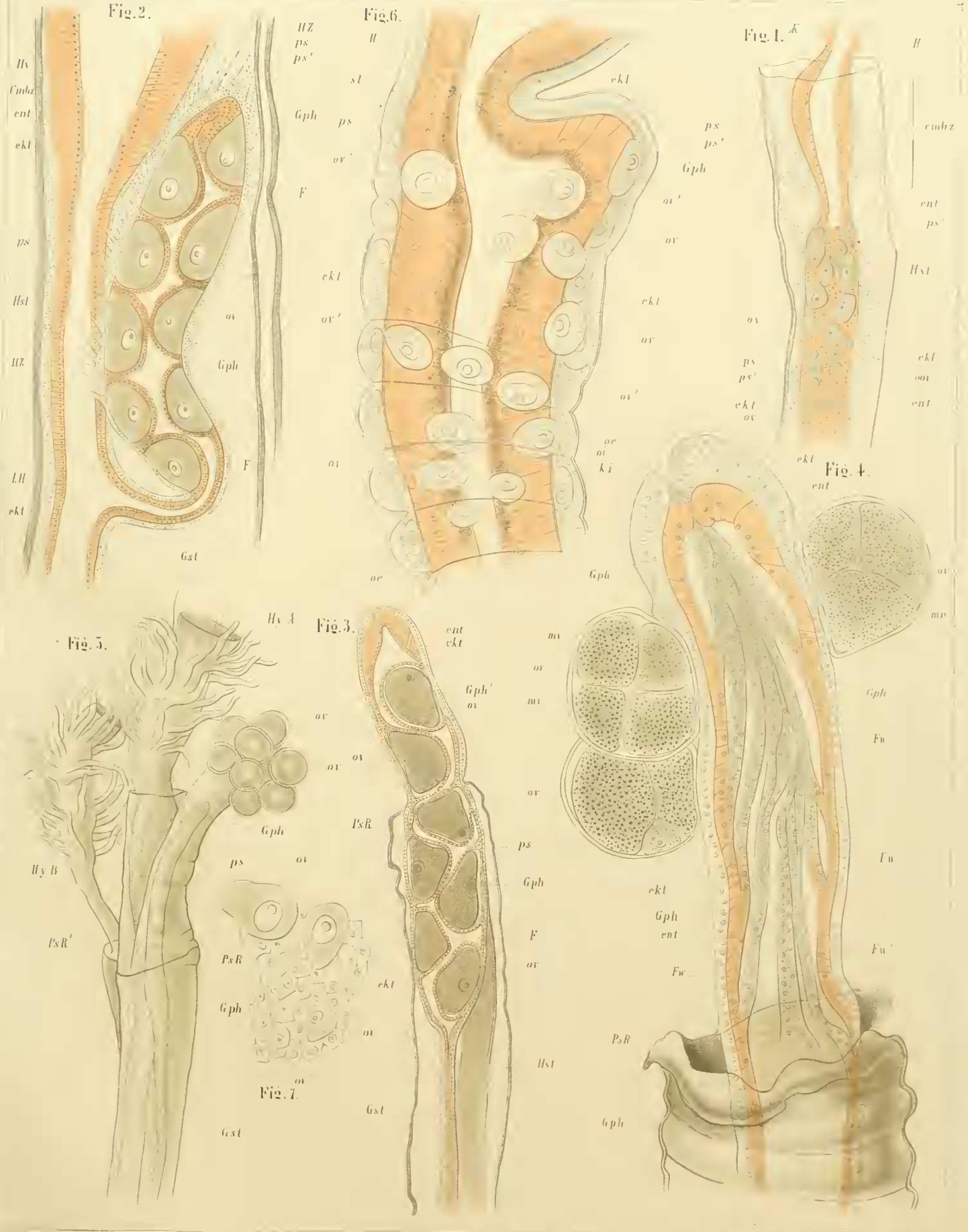


Fig. 1–5 Corydendrium. Fig 6 Cordylophora.

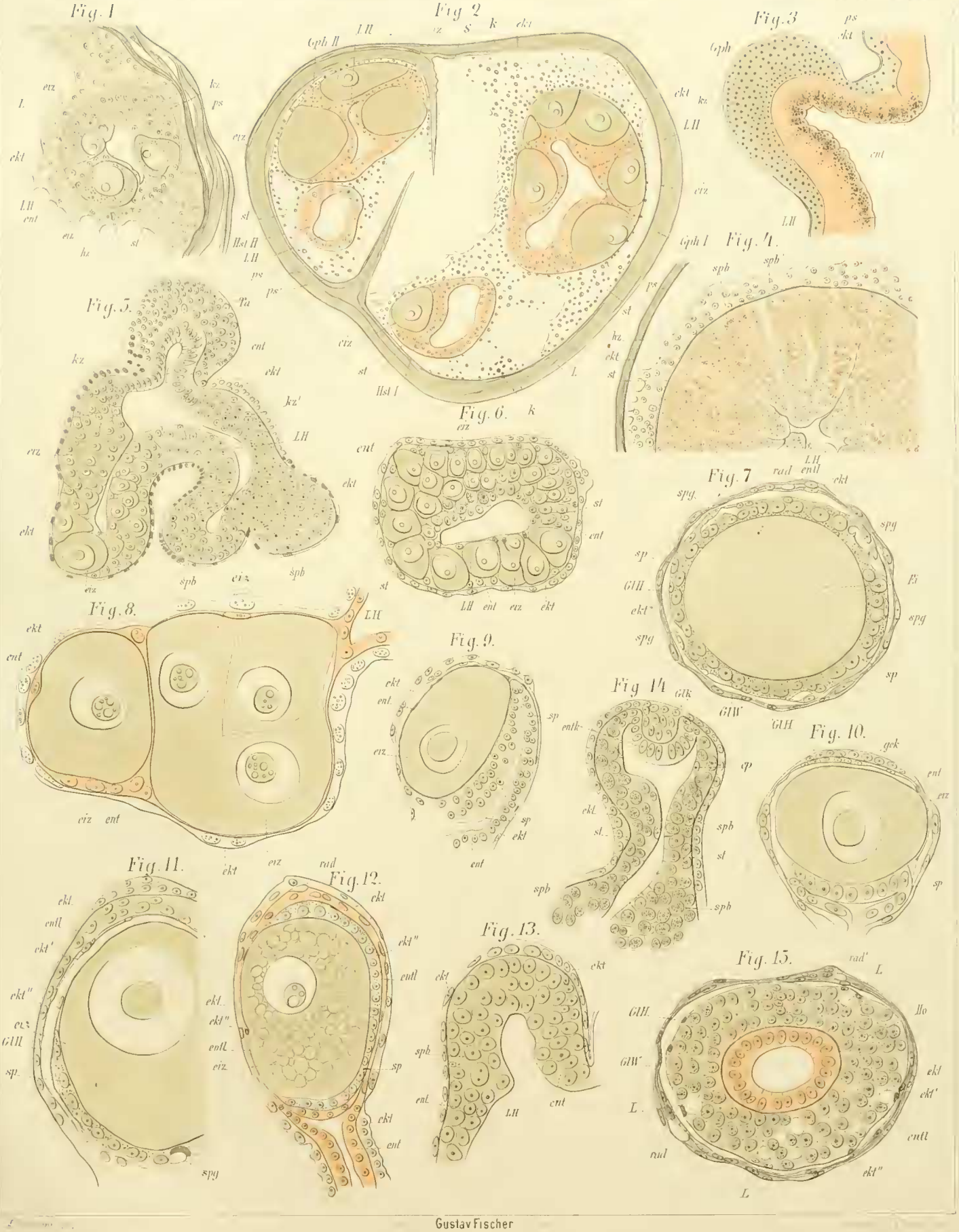


Fig. 1. 2 u. 4. Corydendrium, Fig. 3 Cordylophora.

Fig. 5–15. Forskalia.

Tafel XVI.

Fig. 1, 2 u. 4 **Corydendrium**, Fig. 3 **Cordylophora**, Fig. 5—15 **Forskalia.**

Figur 1. Corydendrium parasiticum, Querschnitt der Keimzone eines Hydranthenstiels. Im Entoderm liegen drei grössere Eizellen (*eiz*) und mehrere im Beginn der Differenzirung stehende Keimzellen (*eiz'*), deren jüngsten sich von Epithelzellen nicht mit Sicherheit unterscheiden lassen. Das kreisrunde Entodermrohr ist von starker Stützlamelle (*st*) umgeben und aussen umhüllt von lockerem Ektodermgewebe, welches sich in viele Haftzipfel (*hz*) auszieht, die sich nach dem Perisarc-Rohr (*ps*) ausspannten, hier aber durchgeschnitten sind. *LH* Leibeshöhle, *L* Lücke im Ektoderm, den Hohlraum des weiten Perisarc-Rohrs bildend.

Vergrösserung: 310.

Figur 2. Corydendrium parasiticum. Querschnitt durch zwei, kürzlich erst voneinander durch ein Perisarc-Septum (*S*) geschiedene Hydranthenstiele (*Hst I* u. *II*) nebst deren Gonophoren (*Gph I* u. *II*). Im Hydranthenstiel I liegt noch eine Eizelle (*eiz*), im Hydranthenstiel II nur Epithel. Die Gonophoren zeigen keine Neubildung von Eizellen im Entoderm, sondern nur grössere Eizellen, umgeben von häufig vielschichtigem Epithel. Das Entodermrohr ist umschlossen von der Stützlamelle (*st*) und umhüllt von lockerem Ektodermgewebe (*ekt*), welches mit Haftzipfeln sich am Perisarc-Rohr befestigte, hier aber zum Theil durch den Bruch des Perisarc-Septums (*S*) losgerissen sind; *L* Lücken im Ektoderm, *k* Kerne der Ektodermzellen.

Vergrösserung: 235.

Figur 3. Cordylophora lacustris. Erste Anlage eines männlichen Gonophors, optischer Schnitt. Das Ektoderm der jungen Knospe ist bedeutend geschwellt von Massen von Keimzellen (*kz*), während das Entoderm keine Wucherung von Zellen aufweist.

Vergrösserung: 148.

Figur 4. Corydendrium parasiticum, Stück aus einem Querschnitt eines älteren, männlichen Gonophors. Die Spermatoblasten erscheinen zu Pyramiden zusammengehäuft, die Kerne der reiferen unter ihnen färben sich stark und sind in der Figur auch röthlich angegeben (*spb*), die der jüngeren (*spb'*) dagegen färben sich noch nicht, höchstens ihre Nucleoli. *LH* Leibeshöhle, *ps* ein Stück des kreisförmigen Perisarc-Rohrs, *st* Stützlamelle, *ekt* Ektoderm. Die im Text beschriebene Schicht von Entodermzellen, welche die Spermatoblasten gegen die Leibeshöhle hin bedeckt, ist mir erst auf später erhaltenen, besser gefärbten Schnitten deutlich geworden; auf diesem Schnitt verschwamm diese Schicht — so wie es gezeichnet ist — ohne Grenzlinie mit den Spermatoblasten.

Vergrösserung: 310.

Figur 5. Forskalia contorta, Schnitt durch die Zwitterdrüse. Links ist ein weiblicher, rechts unten zwei männliche Lappen; bei dem einen der Letzteren ist die Leibeshöhle vom Schnitt nicht getroffen. Nach oben der Längsschnitt einer Tasterknospe (*Ta*). Nur bei dieser ist das Ektoderm geschichtet, die Sexual-Blindsäcke zeigen einschichtiges Ektoderm (*ekt*), dagegen vielfach geschichtetes Entoderm, dessen Zellen im weiblichen Lappen theilweise schon zu Eizellen geworden (*eiz*), theilweise noch als indifferente Keimzellen zu betrachten (*kz*) sind. Ebenso findet sich eine Uebergangszone (*kz'*) zwischen den entodermalen Epithelzellen und den männlichen Keimzellen (*spb*).

Vergrösserung: 225.

Figur 6. Forskalia contorta, Querschnitt eines jungen Eierstocklappens. *LH* Leibeshöhle, *st* Stützlamelle. Im Entoderm Eizellen (*eiz*), Epithelzellen (*ent*) und Uebergänge zwischen beiden (*eiz'*); die reiferen Eizellen liegen aussen, die jüngeren innen gegen die Leibeshöhle hin.

Vergrösserung: 235.

Figur 7. Forskalia contorta, Querschnitt eines jüngeren weiblichen Gonophors. Im Centrum das Ei (*Ei*), dessen Keimbläschen vom Schnitt nicht getroffen ist, unmittelbar darum die Spadix-Schicht (*sp*) mit den Spadix-Gefässen (*spg*), die sich theils im Quer-, theils im Schräg- und Längsschnitt präsentiren. Auf der Oberfläche der Spadix-Schicht liegt hier und da ein Kern, der dem Ektoderm-Ueberzug derselben zuzurechnen sein dürfte (*ekt''*). Darauf folgt der schmale Spalt der Glockenhöhle (*GlH*) und die Glockenwand (*Glw*), in welcher nur ein Radiärgefäss (*rad*) sichtbar ist, wie denn auch die Entodermlamelle (*entl*) und das subumbrellare Epithel (*ekt'*) nur unsicher sich unterscheiden lassen.

Vergrösserung: 480.

Figur 8. Forskalia, Schnitt eines gereifteren Ovariallappens mit vier grossen Eizellen, welche nach aussen von dünner Entodermschicht (*ent*) umhüllt sind, die sich auch stellenweise zwischen sie eindrängt. Die Leibeshöhle (*LH*) reicht nur bis an den Stiel des Lappens heran.

Vergrösserung: 480.

Figur 9. Forskalia, Längsschnitt eines jungen, halb schon aus dem Ovariallappen hervorgetretenen Eies, an dessen rechter Seite der Spadix (*sp*) emporgewachsen ist; auf der linken Seite ist das Ei von einer dünnen Entodermlage unmittelbar umhüllt (*ent*), darüber das Ektoderm.

Vergrösserung: 480.

Figur 10. Forskalia, Querschnitt eines gleich alten Gonophors; man sieht nur die Basis des Spadix (*sp*), welcher das Ei aufliegt; die dem Ektoderm anliegende, dünne peripherische Entodermschicht (*ent*) ist links nicht vom Ektoderm zu unterscheiden.

Vergrösserung: 480.

Figur 11. Forskalia; Längsschnitt eines jungen Gonophors, dessen Ei zu drei Viertel bereits von der Spadixschicht (*sp*) umwachsen ist; *spg* Querschnitt eines Spadix-Gefässes, *ekt''* der dünne Ektoderm-Ueberzug des Spadix, *GlH* Glockenhöhle, *ekt'* Subumbrellarschicht, *entl* Entodermlamelle, *ekt* äussere Ektodermlage.

Vergrösserung: 480.

Figur 12. Forskalia contorta, Längsschnitt eines wenig älteren Gonophors. Die Glockenwand liegt der Spadix-Schicht (*sp*) dicht an, so dass die beiden die Glockenhöhle auskleidenden Ektodermschichten nicht mit Sicherheit zu erkennen sind. Spadixgefässe sind vom Schnitt nicht getroffen oder waren wenigstens nicht zu erkennen. Die Spadix-Schicht ist hier nicht roth angegeben, um sie von der Entodermlamelle unterscheiden zu können.

Vergrösserung: 310.

Figur 13. Forskalia contorta, Längsschnitt eines männlichen Divertikels der Zwitterdrüse. Ektoderm einschichtig, Entoderm mehrschichtig und aus gleichartigen Zellen gebildet, die eine scharfe Trennung in Keimzellen und Epithelzellen noch nicht zulassen.

Vergrösserung: 480.

Figur 14. Forskalia contorta, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonophors, an dem der Glockenkern (*Glk*) eben anfängt die Entodermkuppe (*entk*) einzustülpen. Diese enthält nur Epithelzellen, während die Spermatoblasten (*spb*) mit Epithelzellen (*ep*) untermischt in der Seitenwand des Gonophors sitzen.

Vergrösserung: 310.

Figur 15. Forskalia contorta, Querschnitt eines etwas älteren männlichen Gonophors nach Bildung der Glockenwand (*Glw*) und des Manubriums und nach Auswanderung der Spermatoblasten in die Ektodermschicht des Letzteren. Die hellen Stellen (*L*) im Hoden (*Ho*) sind keine Kanäle, sondern künstliche Lücken, verursacht durch angeschnittene und herausgefallene Zellen. *GlH* Glockenhöhle, *ekt, ekt', ekt''* die drei Ektodermschichten von aussen nach innen, *rad, rad'* zwei Radiärgefässe, die beiden andern waren nicht zu erkennen; *entl* Entodermlamelle, hier nicht wie das übrige Entoderm roth angegeben, weil sie nicht überall sich scharf von den beiden Ektodermschichten abhob.

Vergrösserung: 480.

Tafel XVII.

Fig. 1—5 **Pennaria**, Fig. 6—11 **Cladocoryne.**

Figur 1. Pennaria Cavolini, ein Hydranth mit zwei weiblichen Gonophoren (*Gph*). *Tent* Tentakeln des Basalkranzes, *Tent'* geknöpfte Tentakel, *Tent''* junge, noch knopflose Tentakeln der letzten Art, *K* Köpfchen des Hydranthen, *R* Rüssel, *H* Hals, *Stl* Stiel, *RW* Ringwulst zwischen Hals und Köpfchen.

Vergrösserung: 52.

Figur 2. Pennaria, erste Anlage eines Gonophors (eines weiblichen, doch könnte die Knospe ebensogut eine männliche sein). Ueber der Basis eines der langen Kranz-Tentakeln (*tent*) ist das Ektoderm ein Wenig vorgedrängt durch eine noch sehr kleine Ausstülpung des Entoderms. Die Anlage des Glockenkerns (*Glk*) zeigt sich auf dem Schnitt in Gestalt von vier grossen Zellen; *msk* Ringmuskeln der Entodermzellen auf dem Schnitt; *LH* Leibeshöhle. Optischer Schnitt.

Vergrösserung; 310.

Figur 3. Pennaria, junges weibliches Gonophor, Längsschnitt. Der Glockenkern (*Glk*) ist kuglig und völlig solid, die Entodermlamelle mit den Radiärkanälen umfasst ihn.

Vergrösserung: 310.

Figur 4. Pennaria, etwas älteres weibliches Gonophor, Längsschnitt. Glockenkern tiefer in die Knospe eingedrungen, *entk* Entodermkuppe, *rad* Radiärkanäle.

Vergrösserung: 380.

Figur 5. Pennaria, Querschnitt eines älteren weiblichen Gonophors, an welchem die Entodermkuppe bereits zum Spadix ausgewachsen ist. In der Mitte der Figur liegt der kreisrunde Querschnitt des Spadix mit der sehr engen Leibeshöhle, umgeben von dem beinahe regelrecht quadratischen Ovarium (*Ov*), welches wiederum von einer dünnen Epithelschicht überzogen wird, der Subumbrella der Medusenglocke entsprechend (*ekt'*), hier aber von dem Manubrium der Meduse (Spadix, Ovarium) durch keinen Zwischenraum (die Glockenhöhle) getrennt; *rad* die vier Radiärkanäle durch kurze und schmale Verbindungsstücke zusammenhängend.

Vergrösserung: 310.

Figur 6. Cladocoryne floccosa, junges weibliches Gonophor, Längsschnitt. Der Glockenkern, dessen ektodermale Entstehung noch deutlich sichtbar ist, hat bereits das Entoderm becherartig vorgetrieben; er ist vollkommen solid.

Vergrösserung: 310.

Figur 7. Cladocoryne, älteres weibliches Gonophor, Längsschnitt. Glockenwand und Glockenhöhle (*GlH*) ausgebildet, in Letztere ragt ein grosses Manubrium (*Man*) frei vor, nur links in seinem Ektoderm einen Haufen Keimzellen aufweisend (*Ov*).

Vergrösserung: 235.

Figur 8. Cladocoryne, Querschnitt eines etwas älteren, weiblichen Gonophors. In der Glockenwand (*Glw*) fehlen Radiärkanäle; es ist nur eine überall gleich dicke Entodermlamelle (*entl*) vorhanden; *GlH* Glockenhöhle, *LH* Leibeshöhle im Centrum des Spadix, dessen Ektoderm-Mantel in der obern Hälfte durch weibliche Keimzellen (*eiz*) bedeutend geschwellt ist, während in der untern Hälfte Eizellen ganz fehlen; *nk* Nesselkapsel.

Vergrösserung: 310.

Figur 9. Cladocoryne, optischer Längsschnitt eines Gonophors mit reifem Ei (*eiz*). Dasselbe sitzt einer Schicht Nährzellen (*Nz*) auf; *GlH* Glockenhöhle.

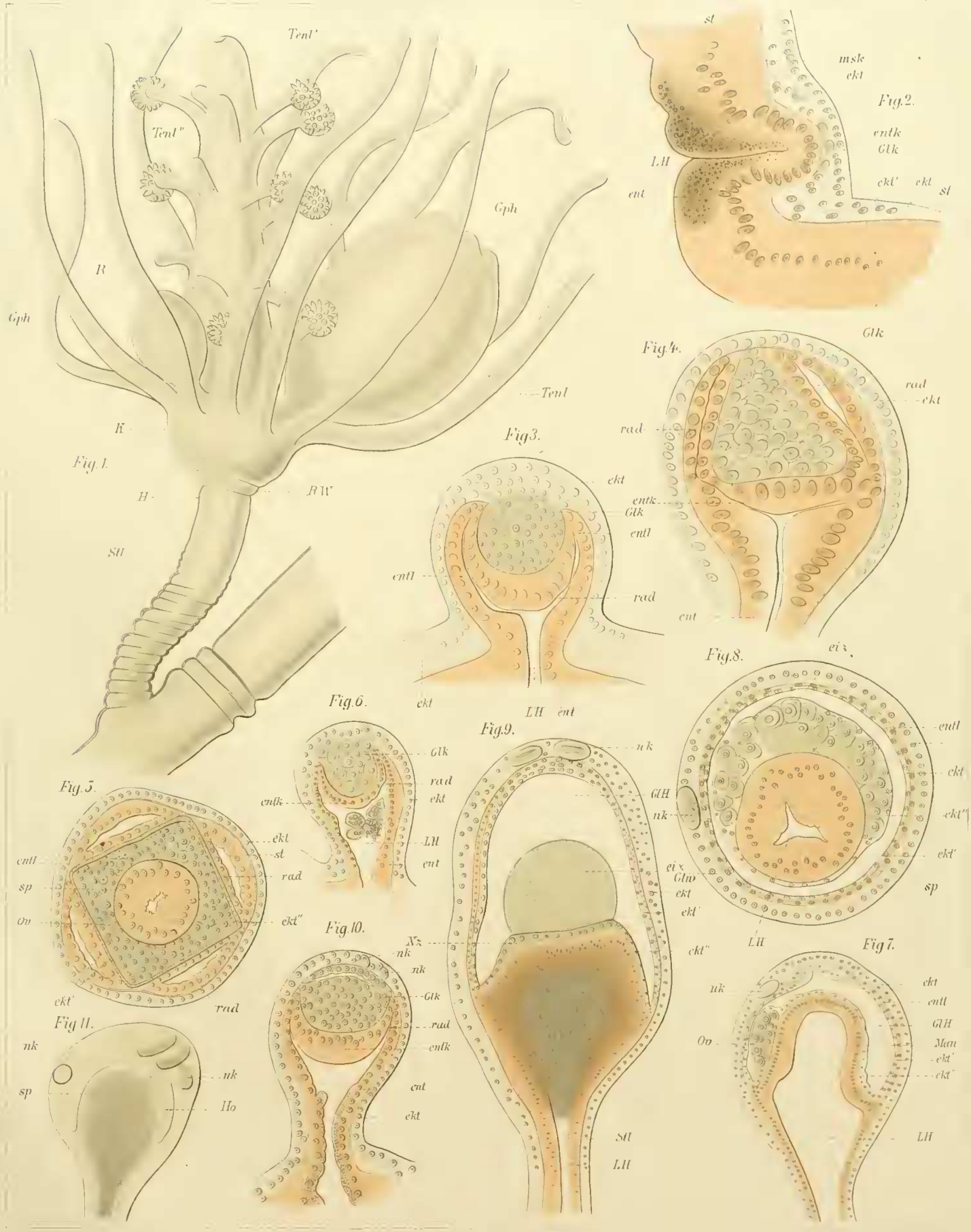
Vergrösserung: 235.

Figur 10. Cladocoryne, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonophors, dessen Glockenkern (*Glk*) sich in zwei Lagen gespalten hat, deren dünne obere später zur Subumbrellarschicht, die dicke untere zum Hoden wird; *entk* Entodermkuppe, *rad* Radiärkanal.

Vergrösserung: 310.

Figur 11. Cladocoryne, etwas älteres männliches Gonophor nach dem Leben gezeichnet, optischer Schnitt. *nk* enorme Nesselkapseln im Ektoderm.

Vergrösserung: 148.



Gustav Fischer

Fig. 1–5 Pennaria, Fig. 6–11. Cladocoryne.

Tafel XVIII.

Pennaria Cavolinii.

Tafel XVIII.

Pennaria Cavolinii.

Figur 1. Ein jüngeres weibliches Gonangium im optischen Längsschnitt. Der Spadix (*Sp*) ist umgeben von einem Mantel polygonaler Eizellen (*ov*), darauf folgt eine dünne Ektodermlage (*ekt''*), entsprechend dem ektodermalen Ueberzug des Magenstiels der Meduse, und dicht daraufliegend die subumbrellare Ektodermschicht (*ekt'*) der Medusenglocke; dann der (hier mennigfarbene) Radiärkanal (*rad*), und endlich der äussere Ektoderm-Ueberzug der Glocke (*ekt*); alle diese Theile liegen dicht aufeinander, ohne Zwischenraum. *Man* Spitze des Manubriums.

Vergrösserung: 148.

Figur 2. Querschnitt eines älteren weiblichen Gonophors (etwas schräg ausgefallen). Die Schichten sind dieselben wie in Fig. 1, doch ist die innerste Ektodermlage bereits so dünn, dass sie bei dieser Vergrösserung nicht angegeben werden konnte. In der Masse der Sexualzellen ist die Scheidung in Eizellen (*ov*) und Nährzellen eingetreten (*Nz*), auf dem Schnitt sind nur zwei Eizellen sichtbar, alle Uebrigen sind Nährzellen. Nur zwei Radiärkanäle (*Rad*) erkennbar.

Vergrösserung: 148.

Figur 3. Aus einem ähnlichen Schnitt: die Eizelle und die sie umgebenden Nährzellen bei Vergrösserung von 310.

Figur 4. Querschnitt eines älteren weiblichen Gonophors. Vom Schnitt sind vier Eizellen (*Ov*) getroffen worden, zwischen welchen die hier roth gehaltenen kleinen Reste der Nährzellen (*Nz*) liegen. *Rad* Radiärgefässe, von welchen zwei durch sekundäre Verschiebungen dicht nebeneinander liegen, alle kein Lumen erkennen lassend. *Entl* Entodermlamelle, die Radiärkanäle verbindend; *Nb* Nahrungsballen im Innern der Leibeshöhle (*L*). Das Keimbläschen ist in diesem Stadium noch vorhanden, aber hier nicht vom Schnitt getroffen worden.

Vergrösserung: 148.

Figur 5. Längsschnitt eines weiblichen Gonophors von demselben Stadium wie in Fig. 4. Man sieht, dass die Eier nicht die ganze Länge des Gonophors einnehmen, sondern dass zwei bis drei Eier übereinander liegen (nur das unterste Sechstel des Gonophors ist weggelassen). Zwei Radiärgefässe sind vom obern Theil des Schnittes getroffen; *Rk* Ringkanal.

Vergrösserung: 148.

Figur 6. Stückchen eines Querschnittes von einem Gonophor gleicher oder etwas weiter vorgeschrittener Bildungsstufe. Zu äusserst liegt eine dicke Ektodermschicht mit der Stützlamelle (*st*) darunter, auf welcher die feinen Querschnitte der Längsmuskeln (*LM*) sichtbar sind. Dann folgt die sehr dünne Entoderm-Lamelle (*Entl*) mit dem obliterirten Radiärgefäss (*Rad*); darauf die Ring-Muskulatur der Glocke (*RM*), dann die subumbrellare Ektodermschicht mit vielen rothen Kernen (*Ekt'*) und schliesslich der dünne Ektoderm-Ueberzug der Eimasse (*Ekt''*). Unter diesem, dem Ektoderm des Manubriums, sieht man ein Stück Querschnitt zweier Eier (*ov*) und einige fast schon resorbirte Nährzellen (*Nz*); die Eier haben an der Oberfläche eine structurlose Membran (*Mv*) ausgeschieden.

Vergrösserung: 480.

Figur 7. Die Muskelschichten des Hydranthen-Köpfchens, Macerationspräparat. Man sieht aussen auf der Stützlamelle die Längsmuskelfasern des Ektoderms (*Lm*) und über diesen die Kerne der Ektodermzellen (*ekt*). Unter der Stützlamelle, welche sich bei *st* im optischen Querschnitt darstellt, liegen die Ringfasern (*Rm*) der entodermalen Epithelzellen, deren optische Querschnitte bei *Rm'*.

Vergrösserung: 540.

Figur 8. Die Längsmuskeln des Hydranthen nebst den darüber liegenden Ektodermzellen. Macerationspräparat. Vergrösserung: 540.

Fig 1.

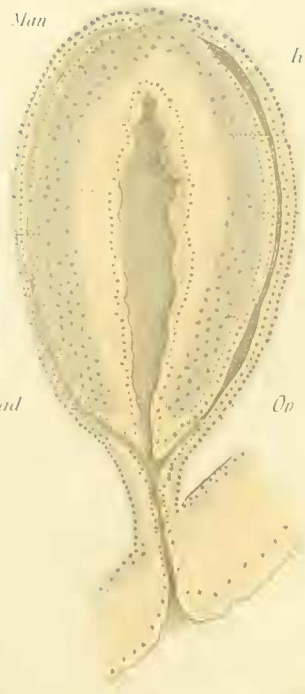


Fig 2

Fig 3

Fig 8

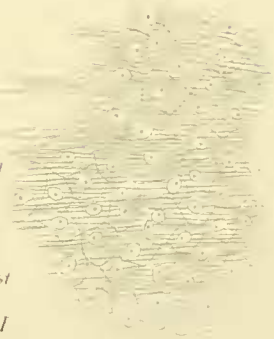


Fig 6.

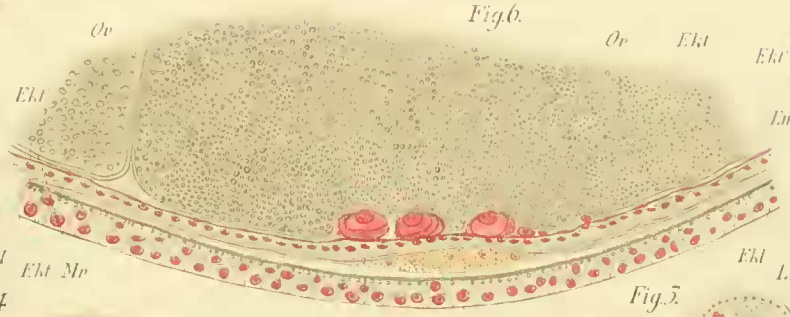


Fig 7

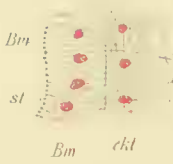
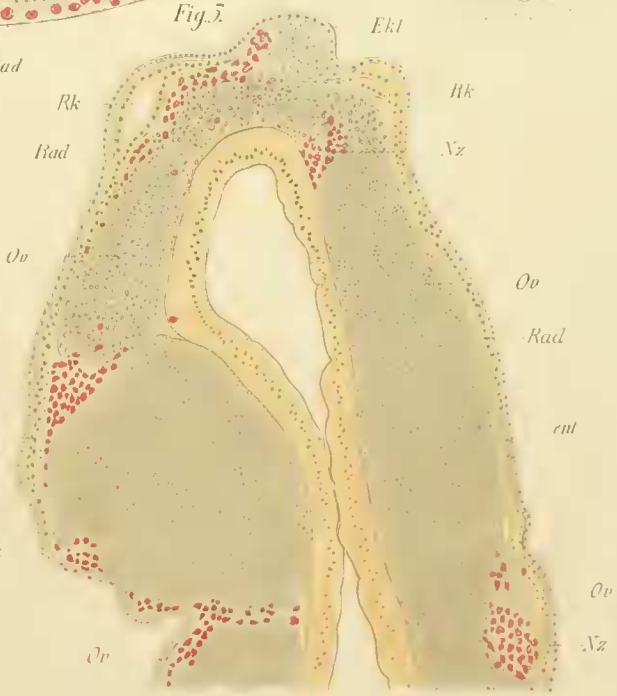


Fig 4

Fig 5.



Gustav Fischer

Pennaria Cavolini.

Gustav Fischer

Podocoryne carnea.

Tafel XIX.

Podocoryne carnea.

Figur 1 *A*. Längsschnitt einer jungen weiblichen Medusenknospe, in welcher noch keine Eizellen differenzirt sind, wohl aber tiefe, nicht an die Oberfläche reichende Zellen (*kz*) in dem sonst einschichtigen Entoderm der Stützmembran aufsitzen. Ektoderm gegen die Spitze hin zweischichtig, an der Spitze die Zellen des zukünftigen Glockenkerns hervortretend (*Glk*).

Vergrösserung: 390.

Figur 1 *B*. Längsschnitt einer etwas weiter entwickelten weiblichen Medusenknospe. Eine der tiefen Zellen des Entoderms trägt bereits die Charaktere der jungen Eizelle (*eiz*), andere zeichnen sich wenigstens durch helleren Kern und grösseres Kernkörperchen, sowie durch plasmareicheren Zellkörper (*eiz'*) vor den übrigen Zellen des Entoderms aus. Der Glockenkern (*Glk*) beginnt, die Entodermkuppe (*entk*) einzudrücken; *ekt'* eine den werdenden Eizellen des Entoderms ähnliche Ektodermzelle.

Vergrösserung: 390.

Figur 2. Längsschnitt einer kaum etwas älteren weiblichen Medusenknospe. *Glk* Glockenkern, der die Entodermkuppe (*entk*) etwas stärker eingedrückt hat, als in Fig. 1 *B*. Im Entoderm der Seitenwand liegen verschiedene in Differenzirung begriffene, mehr oder minder vorgeschrittene Keimzellen (*eiz'*).

Vergrösserung: 310.

Figur 3. Etwas ältere weibliche Medusenknospe, Längsschnitt. Die Höhlung des Glockenkerns (*Glk*) hat sich zu einem Längsspalt vergrössert; *entl* die primäre Entodermlamelle. Eizellen (*eiz*) verschiedner Grösse liegen in der Tiefe des Entoderms, einige in der Entodermkuppe.

Vergrösserung: 310.

Figur 4. Etwas ältere weibliche Medusenknospe. Die Radiärkanäle (*rad*) sind gebildet und bereits ziemlich lang, die Höhlung des Glockenkerns (*Glk*) vergrössert und von regelmässiger Epithelschicht eingefasst. Alle Eizellen liegen noch im Entoderm, darunter auch sehr kleine; ein Theil von ihnen ist aus der Seitenwandung des Entodermschlauchs in dessen Kuppe hinübergewandert (*eiz'*).

Vergrösserung: 310.

Figur 5. Querschnitt durch eine junge, weibliche Medusenknospe, etwas älter, als die von Fig. 4. Im Centrum liegt der Querschnitt des Manubrium (*Man*), umgeben von der Glockenhöhle (*GlH*) und Glockenwand (*Glw*). Die Radiärkanäle (*rad*), deren ausnahmsweise hier 5 statt 4 vorhanden sind, stossen fast unmittelbar aneinander, so dass nur ein ganz kurzes Stück als Entodermlamelle (*entl*) im engeren Sinn bezeichnet werden kann. *ekt* die äussere, *ekt'* die innere Ektodermlage der Glocke, *ekt''* die Ektodermschicht des Manubrium. Sämmtliche Eizellen (*eiz*) des Schnittes sind schon in letztere ausgewandert, mit Ausnahme einer einzigen, welche noch im Entoderm liegt.

Vergrösserung: 310.

Figur 6. Querschnitt einer etwas älteren, weiblichen Medusenknospe. Sämmtliche Eizellen liegen jetzt im Ektoderm des Manubrium, das Entoderm setzt sich nur aus kleinkernigen Epithelzellen zusammen. Die einschichtigen Verbindungsstücke der Entodermlamelle (*entl*) zwischen den 4 Radiärkanälen haben sich verlängert.

Vergrösserung: 310.

Figur 7. Querschnitt des Manubrium's einer älteren weiblichen Medusenknospe. *LH* Leibeshöhle, in welche das Entoderm mit grossen Längswülsten vorspringt. Im Ektoderm liegen drei Gruppen von Eizellen (die vierte endete unterhalb des Schnittes). Jede Gruppe besteht aus Eizellen verschiedner, zum Theil schon bedeutender Grösse, ganz kleine Eizellen (*eiz'*) sind selten.

Vergrösserung: 310.

Figur 8. Junge männliche Medusenknospe noch ohne jede Andeutung von Sexualzellen.

Vergrösserung: 310.

Figur 9. Aeltere männliche Medusenknospe. Im Glockenkern (*Glk*) ist bereits der Längsspalt aufgetreten.

Vergrösserung: 310.

Figur 10. Wand des Manubrium einer älteren männlichen Medusenknospe im Längsschnitt. In der einschichtigen Ektodermlage treten einzelne Zellen durch grösseren Kern mit grösserem und dunklerem Nucleolus hervor: die primären Keimzellen.

Vergrösserung: 480.

Figur 11. Querschnitt durch das Manubrium einer nur wenig älteren Medusenknospe. Die 4 Hodenanschwellungen des Ektoderms beginnen hervorzutreten.

Vergrösserung: 480.

Figur 12. Querschnitt durch das Manubrium einer älteren Medusenknospe (nur die eine Hälfte gezeichnet). Zwei der vier Hodenanschwellungen des Ektoderms sind sichtbar (*Ho*), dazwischen einschichtiges Epithel; Entoderm vielschichtig und stark mit Nahrungspartikeln erfüllt; *LH* Leibeshöhle, *st* Stützlamelle (sehr fein).

Vergrösserung: 480.

Figur 13. Längsschnitt einer männlichen Medusenknospe, nicht lange vor ihrer Ablösung (nur die Hälfte ausgezeichnet). *Man* Manubrium mit der nur das Ektoderm durchbrechenden Mundöffnung (*m*); *LH* Leibeshöhle, *Ho* eine der Hodenanlagen. *Glw* Glockenwand mit dem wulstig verdickten Glockenrand (*GlR*), dem Querschnitt eines Ocellar-Bulbus (*OcB*) und der Entodermlamelle (*Entl*), auf welcher nach innen die Ringmuskelschicht des Schwimmsacks (*msk*) liegt. *Stl* Stiel der Knospe, *tent* Querschnitt eines der Randtenakel.

Vergrösserung: 310.

Hippopodius.

Tafel XX.

Hippopodius neapolitanus.

Figur 1. Längsschnitt einer ganz jungen weiblichen Sexualknospe. Das geschichtete Entoderm zeigt den Beginn der Differenzirung in Epithel und Sexualzellen (*sexz*); es hat sich vom Ektoderm abgehoben.
Vergrösserung: 480.

Figur 2. Junges weibliches Gonophor, Längsschnitt. Alle Eizellen liegen im Entoderm und zwar in der Seitenwand des Gonophors; zwischen ihnen kleine Epithelzellen (*ent*), der Deutlichkeit halber in röthlichem Ton gehalten; *entk* Entodermkuppe, von Eizellen frei, darüber die Anlage des Glockenkerns (*Glk*).
Vergrösserung: 235.

Figur 3. Längsschnitt einer weiblichen, etwas älteren Gonophoren-Knospe (*Gph*1) und einer ganz jungen männlichen Knospe (*Gph*2). Letztere zeigt bereits starke Wucherung der Entodermzellen, welche aber alle noch gleich sind; ihre Grenzen waren nicht überall deutlich und sind deshalb nicht eingezeichnet. Erstere zeigt die Wanderung der Eizellen aus der Seitenwand des Entoderm-Schlauchs in den Glockenkern (*Glk*). Eine nur wenig vom Schnitt getroffene Eizelle (*eiz''*) liegt bereits im Ektoderm, eine andere (*eiz'*) in der Entodermkuppe; die im Entoderm liegenden Eizellen (*eiz*) sind alle von einer dünnen Epithelschicht überzogen, die sich zum Theil durch die Behandlung mit Reagentien von den Eizellen abgehoben hat, so dass man die Fortsätze sieht, mit denen sie zwischen die Eizellen hineinreichen und dieselben auch nach aussen hin umgeben; die sonderbar verzogene Form der Kerne beruht wohl auch auf Schrumpfung. — Auch zwischen Ektoderm und Entoderm ist vielfach ein künstlicher Spalt (*L*) entstanden.
Vergrösserung: 235.

Figur 4. Längsschnitt eines älteren weiblichen Gonophors. Vier Eizellen liegen bereits in der untern Wand des Glockenkerns, dessen Zellen sich bereits sehr dünn ausgezogen haben (*ekt''*); vier Eizellen befinden sich noch in der Seitenwand des Gonophors, unterhalb des Ursprungs der Entodermlamelle (*entl*). Der Schnitt ist etwas schräg gefallen, so dass der untere Theil des Gonophors nicht in der Medianebene getroffen wurde.
Vergrösserung: 235.

Figur 5. Längsschnitt eines noch älteren weiblichen Gonophors, ein Wenig neben der Medianebene. Sämmtliche Eizellen sind in das Ektoderm ausgewandert und umgeben das zum Spadix (*sp*) emporgewachsene Entodermgewölbe. *GlH* die spaltförmig enge Glockenhöhle, *ekt, ekt', ekt''* die drei Ektodermlagen auf der äussern und innern Wand der Glocke und dem Manubrium; *K* Kern einer Eizelle in eigenthümliche Zipfel ausgezogen; das Kernkörperchen ist hier wie in mehreren der Eizellen vom Schnitt nicht getroffen worden.
Vergrösserung: 235.

Figur 6. Querschnitt eines weiblichen Gonophors von etwa demselben Alter. *LH* Leibeshöhle; das Entoderm beginnt Fortsätze zwischen die im Ektoderm liegenden Eizellen einzutreiben. *GlH* spaltförmige Glockenhöhle, *GlU* Glockenwand (nicht ausgeführt).
Vergrösserung: 235.

Figur 7. Querschnitt eines weiblichen Gonophors von demselben Alter; nur ein Stück der Glockenwand und der Ektodermüberzug (*ekt''*) des Manubrium ist dargestellt. *rad* Radiärkanal, *gall* Gallertschicht der Glocke, die sich stellenweise etwas von der Entodermlamelle (*entl*) abgehoben hat.
Vergrösserung: 310.

Figur 8. Längsschnitt eines älteren weiblichen Gonophors; nur der oberste Theil desselben ist dargestellt. Man sieht, wie das Entoderm sich zwischen die Eizellen hineingedrängt hat und bis zur Aussenfläche derselben vorgedrungen ist, diese selbst aber wird nur von dem sehr dünnen Ektoderm (*ekt''*) bedeckt. *GlH* Glockenhöhle, fast gänzlich durch das Manubrium ausgefüllt; *rk* Querschnitt des Ringkanals der Glocke; *entl* Entodermlamelle. Auch hier sind die Kerne der Eizellen — wo sie überhaupt vom Schnitt getroffen sind — von unregelmässiger Gestalt.
Vergrösserung: 235.

Figur 9. Längsschnitt eines halbreifen weiblichen Gonophors und der beiden an dem gemeinsamen Stiel (*Stl'*) hervorgesprossten jungen männlichen Gonophoren (*Gph* 1 u. 2). Bei ersterem ist das Manubrium (*Man*) weit über die Glocke (*Glw*) hinausgewachsen. Obgleich Medianschnitt, sind doch die weit in die Leibeshöle vorspringenden Eizellen vielfach durch Flächenschnitte getroffen oder nur angeschnitten (*eiz'*), zum Theil aber sind es Medianschnitte (*eiz*). Die männlichen Gonophoren zeigen bei *Gph* 1 schon die definitive Hodenanlage (*Ho*), während bei *Gph* 2 die Spermatoblasten theils schon dieselbe Lage einnehmen (*Ho*), theils noch in der Seitenwand der primären Gonophoren-Knospe liegen (*spb*).

Vergrösserung: 80.

Figur 10. Längsschnitt einer jungen männlichen Gonophoren-Knospe. In dem stark verdickten Entoderm unterscheiden sich bereits die Epithelzellen durch ihre dunkel tingirbaren Kerne von den Spermatoblasten (*spb*) mit grösseren und helleren Kernen.

Vergrösserung: 310.

Figur 11. Querschnitt einer noch jüngeren männlichen Gonophoren-Knospe; die Spermatoblasten (*spb*) liegen unregelmässig zwischen den Epithelzellen (*ep*); *LH* Leibeshöhle.

Vergrösserung: 480.

Figur 12. Längsschnitt einer etwas älteren männlichen Gonophoren-Knospe. Die Spermatoblasten (*spb*) haben sich in die Seitenwand des Gonophors zurückgezogen, während die Entodermkuppe (*entk*) sich gebildet hat und darüber die Anlage des Glockenkerns sichtbar ist (*Glk*).

Vergrösserung: 235.

Figur 13. Längsschnitt einer noch älteren männlichen Knospe. Der Glockenkern (*Glk*) drängt die Entodermkuppe vor sich her; die Spermatoblasten zeigen noch dieselbe Lage in der Seitenwand der Knospe; wahrscheinlich waren sie bereits von dünner Epithellage gegen die Leibeshöhle überzogen wie in Fig. 12, doch liess sich dieselbe auf dem Schnitt nicht unterscheiden. *GlH* Höhlung des Glockenkerns. *L* künstliche Lücken zwischen Entoderm und Ektoderm.

Vergrösserung: 235.

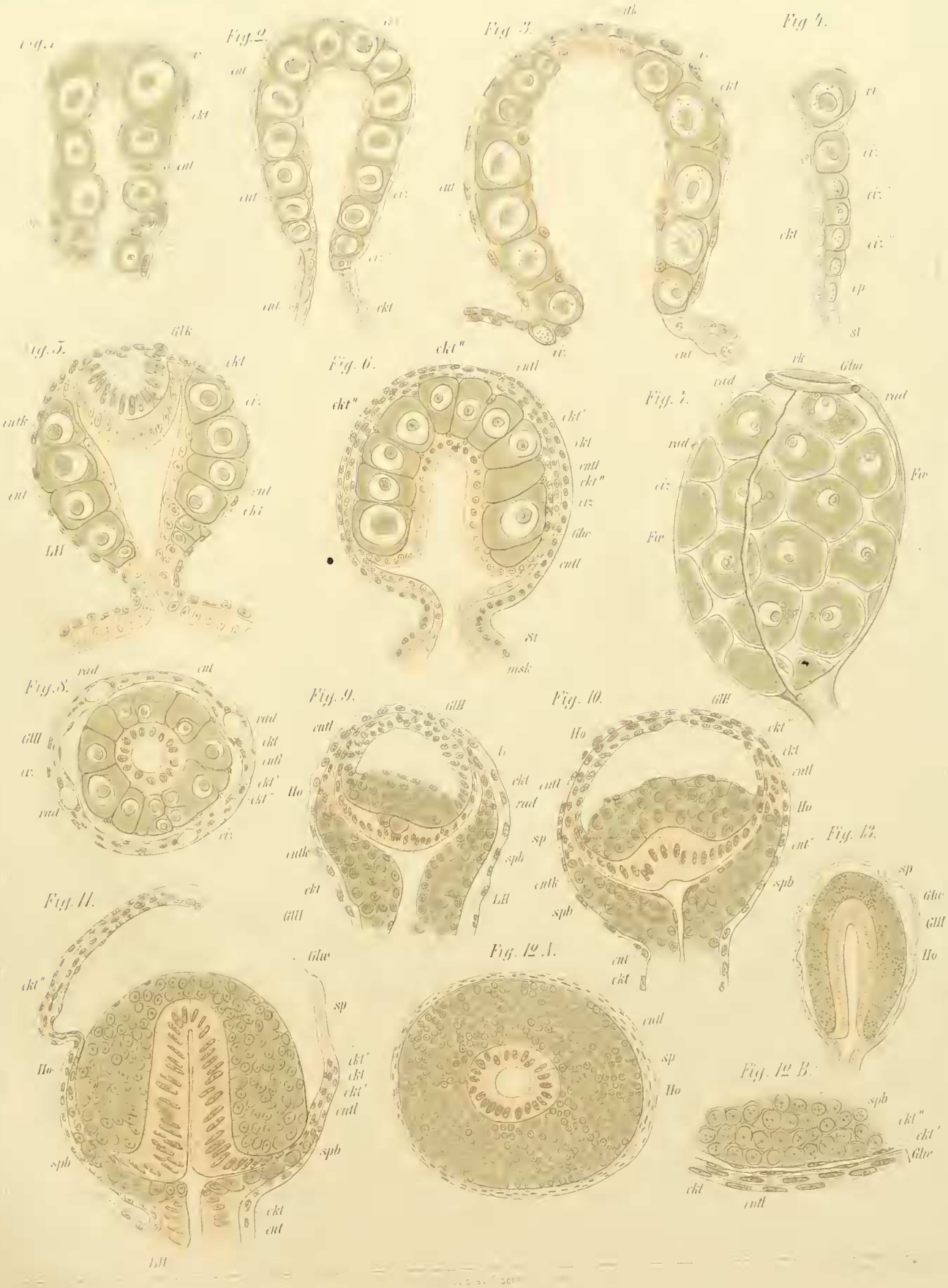


Fig 1–8 Gammarus. Fig. 9–13. Hippopodius.

Tafel XXI.

Fig. 1—8 **Galeolaria aurantiaca**, Fig. 9—13 **Hippopodius neapolitanus.**

Figur 1. Galeolaria, ganz junge weibliche Gonophor-Knospe, Längsschnitt: im Entoderm liegen Eizellen (*eiz*) und Epithelzellen (*ent*) nebeneinander; Letztere beginnen die Ersteren zu überwachsen.

Vergrösserung: 480.

Figur 2. Etwas ältere weibliche Knospe, Längsschnitt. Die Eizellen bilden schon eine geschlossene Lage mitten im Entoderm; sie sind gegen die Leibeshöhle hin von einer dünnen Schicht von Epithelzellen überzogen, welche auch zwischen sie bis auf die Stützlamelle eindringt.

Vergrösserung: 480.

Hier und in den meisten der folgenden Figuren sind die Epithelzellen des Entoderms röthlich gehalten.

Figur 3. Noch ältere Knospe; Längsschnitt. An der Spitze des Entoderms ist die Eizellen-Lage auseinandergewichen und hat einem epithelialen Gewölbe, der Entoderm-Kuppe (*entk*) Platz gemacht.

Vergrösserung: 480.

Figur 4. Aus einem Längsschnitt des Stils einer jungen, weiblichen Gonophoren-Knospe, um die Uebergänge (*eiz'*, *eiz''*) von undifferenzirten Entodermzellen (*ep*) zu völlig ausgesprochenen Eizellen (*eiz*) zu zeigen. Alle begrenzen noch direkt die Leibeshöhle.

Vergrösserung: 480.

Figur 5. Aeltere weibliche Gonophoren-Knospe als Fig. 3. Der Glockenkern hat sich gebildet und drängt bereits die Entodermkuppe (*entk*) gegen die Leibeshöhle vor. In der Seitenwand der Knospe liegen grössere und kleinere Eizellen im Entoderm. Die linke Hälfte des Schnittes war durch einen Riss etwas verschoben und ist in der Zeichnung schematisch ergänzt.

Vergrösserung: 310.

Figur 6. Aelteres Gonophor, Längsschnitt. Die Entodermkuppe ist bereits zum Spadix emporgewachsen und trägt auf sich einen geschlossenen Mantel von Eizellen, welche im Ektoderm liegen und nach aussen umhüllt sind von einer sehr dünnen Schicht epithelialer Ektodermzellen (*ekt''*). Ausserhalb derselben und zwar dicht auf ihr folgt dann die Wand der Glocke (*Glw*), die sich aus zwei Ektodermlagen (*ekt* u. *ekt'*) und der Entodermlamelle (*entl*) zusammensetzt: eine Glockenhöhle fehlt in diesem Stadium gänzlich. Im Stiel (*Stl*) des Gonophors erkennt man feine Pünktchen auf der Ektodermseite der Stützlamelle, möglicherweise Querschnitte von Muskelfasern.

Vergrösserung: 263.

Figur 7. Galeolaria, älteres weibliches Gonophor, lebend und in Oberflächenansicht gezeichnet; *rad* Radiärkanäle, *rk* Ringkanal, *Glm* Glockenmund, *eiz* Eizellen, eine jede von einem hellen Saum umgeben, der entodermalen Follikelwand.

Vergrösserung: 148.

Figur 8. Galeolaria, Querschnitt eines jungen weiblichen Gonophors nach der Ueberwanderung der Eizellen und der Bildung eines Manubriums. Die Eizellen liegen theilweise noch in doppelter Schicht, alle ausserhalb des Entodermrohrs (Spadix) und sind nach aussen von einer spinnwebartigen Ektodermlage überzogen. Zwischen Manubrium und Glockenwand (*Glw*) bleibt eine schmale Glockenhöhle (*GlH*). In der Glockenwand die vier Radiärkanäle (*rad*).

Vergrösserung: 310.

Figur 9. Hippopodius, Längsschnitt einer jungen männlichen Gonophorenknospe, etwas älter als Fig. 13 auf Taf. XX. Die Auswanderung der Spermatoblasten in die Basis des Glockenkerns hat begonnen und bereits zur Anlage des definitiven Hodens (*Ho*) geführt. Zwei Spermatoblasten liegen, auf der Wanderung begriffen, in der Entodermkuppe (*entk*), während die grosse Masse derselben noch in den Seitenwänden der Knospe und zwar im Entoderm liegt (*spb*) und sich bis in den Beginn der Radiärkanäle hinauf vorgeschoben hat (*rad*). *LH* Leibeshöhle, *L* Lücke, erzeugt durch künstliche Abhebung des Ektoderms vom Entoderm; *GlH* Glockenhöhle.

Vergrösserung: 235.

Figur 10. Hippopodius, eine etwas ältere männliche Gonophorenknospe, Längsschnitt. Die Ansammlung der Spermatoblasten im Ektoderm des Glockenkerns (*Ho*) hat zugenommen, die Glockenhöhle (*GlH*) hat sich erweitert; die Entodermkuppe (*entk*) beginnt, zum Spadix (*sp*) auszuwachsen. Noch immer aber liegt eine Menge von Spermatoblasten in der Seitenwand des Gonophors, unterhalb der Basis der Radiärkanäle oder in der untern Wand derselben. Der entodermale Epithelüberzug (*ent'*) ist an dieser Stelle ebenso dünn, als der ektodermale auf der Aussenfläche des Hodens (*ekt''*).

Vergrösserung: 235.

Figur 11. Hippopodius, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonophors; die Glockenwand (*Glw*) etwas verschoben. Die Hauptmasse der Spermatoblasten hat ihre Wanderung beendet und constituirt den Hoden (*Ho*), einzelne aber befinden sich immer noch in der untern Wand der Radiärkanäle (*spb*). Die Ektodermkuppe ist zum Spadix (*sp*) geworden, der ektodermale Ueberzug des Hodens (*ekt''*) besteht aus ganz glatten Epithelzellen.

Vergrösserung: 235.

Figur 12. Hippopodius, Querschnitt durch ein etwas älteres Gonophor.

A. Der ganze Schnitt bei 235facher Vergrösserung. Die gesammte Hodenmasse liegt ausserhalb des scharf conturirten Spadixrohrs (*sp*).

B. Ein Stück desselben Schnittes bei 480facher Vergrösserung. *Glw* Glockenwand mit ihren drei Schichten, *ekt''* Ektodermüberzug des Hodens; *spb* Spermatoblasten des Hodens.

Figur 13. Hippopodius, Längsschnitt eines älteren, aber noch lange nicht reifen Gonophors. *Glw* Glockenwand, noch ohne Oeffnung; *GlH* Glockenhöhle, *Ho* Hoden.

Vergrösserung: 80.

Tafel XXII.

Agalma rubrum.

Tafel XXII.

Agalma rubrum.

Figur 1. Längsschnitt eines Lappens des primären Eierstocks. Das Ektoderm dünn, Entoderm mit Eizellen erfüllt, deren grösste an der Spitze des Lappens; dort sieht man auf der Aussenfläche der Eizellen, zum Theil in sie eingepresst, die Querschnitte von Ovarialgefässen (*ovg*). Links ist ein Gonophor in Bildung begriffen; der Schnitt hat den Glockenkern (*Glk*), der grade in den Spadix (*sp*) hereingewachsen war, quer getroffen, vom Spadix sieht man nur die beiden Zellwälle zu Seiten des Glockenkerns, das Lumen desselben liegt tiefer. Mit *ent* sind die Epithelzellen des Entoderms bezeichnet, welche die Eier oberflächlich und in der Tiefe umhüllen.
Vergrösserung: 235

Figur 2. Stück eines Ovariallappens, Längsschnitt. Man erkennt die Ovarialgefässe (*ovg*) theils im Querschnitt an der Oberfläche der Eizellen, theils im Längsschnitt in den Spalten zwischen ihnen. Die oberste Eizelle ist in Gonophor-Bildung begriffen und etwas weiter darin vorangeschritten, als die betreffende Eizelle in Fig. 1; der Glockenkern (*Glk*) ist schon tiefer eingewachsen und hat sich in zwei Blätter gespalten, so dass er in Gestalt zweier hohler Dreiecke zu beiden Seiten des cylindrischen Spadix (*sp*) erscheint, oder wie ein Geldbeutel über demselben liegt. Die schmale Spalte zwischen seinen beiden Blättern entspricht der Glockenhöhle (*GlH*).
Vergrösserung: 310.

Figur 3. Schrägschnitt eines Ovarialstiels. Im Entoderm mehrere junge Eizellen. Die Stützlamelle (*st*) nimmt nach oben gegen die Einmündung in den Hauptstamm hin beträchtlich an Dicke zu; *L* künstliche Lücke.
Vergrösserung: 480.

Figur 4. Eine Eizelle eines Eierstocklappens, über welcher der Glockenkern (*Glk*) grade in das obere Ende des Spadix (*sp*) hereingewachsen ist. Vom Spadix hat der Schnitt nur das obere Ende getroffen, alles Andere liegt unter der Eizelle.
Vergrösserung: 480.

Figur 5. Junges weibliches Gonophor, Längsschnitt. Die äussere Wand des Spadix hat sich stellenweise schon bedeutend verdünnt, obwohl die Umwachsung des Eies erst halb vollendet ist. In der Leibeshöhle des Spadix (*LH'*) liegen Nahrungskörner. Die verschiednen feinen Zelllagen ausserhalb des Spadix liegen so dicht aufeinander, dass sie nicht mit Sicherheit zu unterscheiden sind.
Vergrösserung: 310.

Figur 6. Querschnitt eines jungen weiblichen Gonophors, bei welchem die Eizelle nahezu vollständig vom Spadix umwachsen ist; auf den tieferen Schnitten desselben war die Umwachsung bereits vollständig. In der Spadix-Schicht (*sp*) sind nur wenige Lumina von Kanälen zu erkennen, so bei *spg* u. *spg'*, letztere wohl contrahirt. Zwischen den beiden Spitzen des Spadix liegt eine dickere Schicht kleiner Zellen, die ich für das innere Blatt des Glockenkerns, d. h. also für den Epithelüberzug des Spadix halte, der sich später verdünnt und ausbreitet. Die Entodermlamelle (*entl*) der Glockenwand ist fast überall deutlich, Rädiärgefässe aber sind nicht sichtbar.
Vergrösserung: 310.

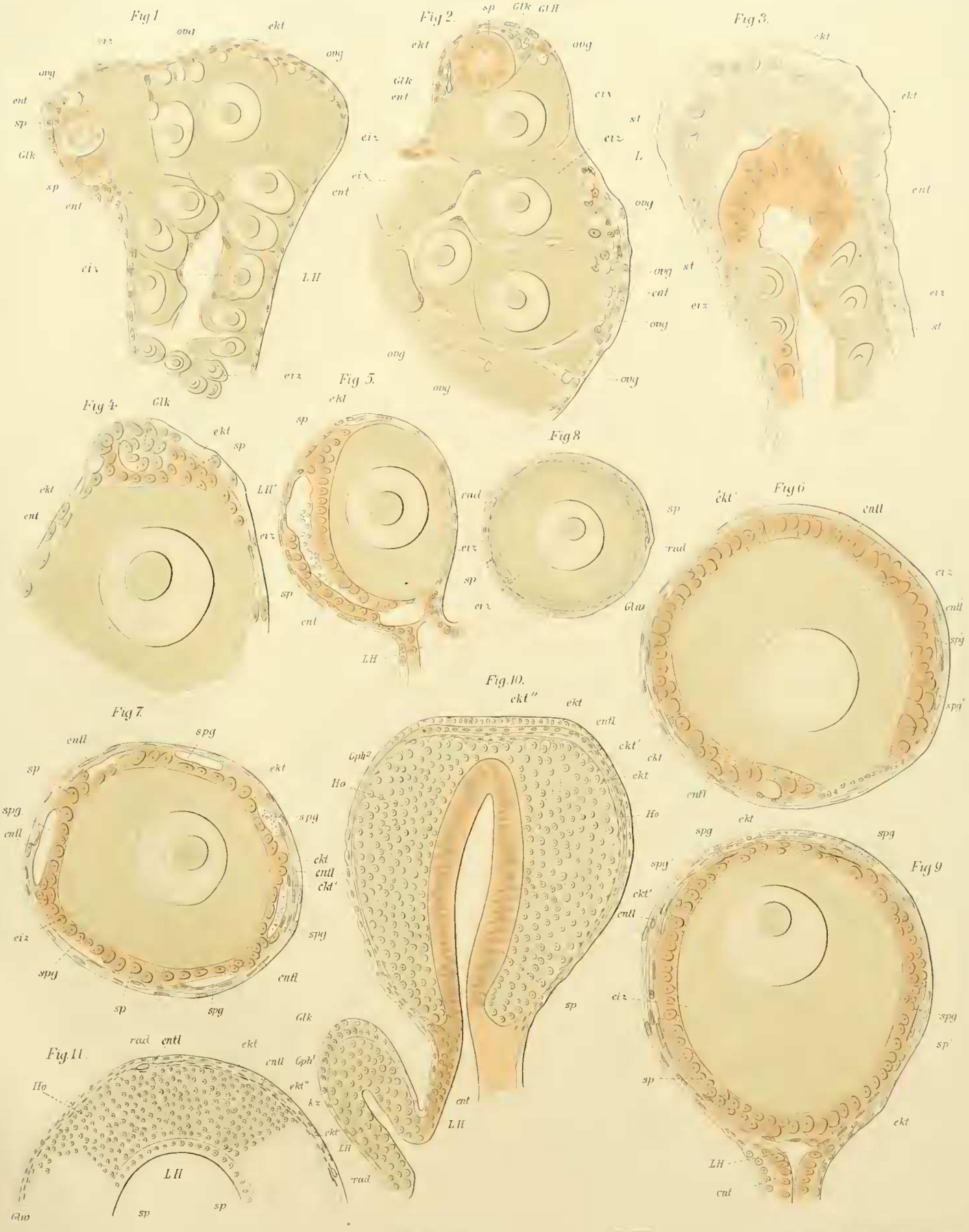
Figur 7. Querschnitt eines etwas weiter vorgeschrittenen weiblichen Gonophor's, dessen Spadix-Schicht ringförmig geschlossen ist und ein System weiter Kanäle enthält (*spg*), die hier meist schräg vom Schnitt getroffen sind. Einige enthalten Nahrungs-Partikel. Auch hier sind Glockengefässe nicht sichtbar, wohl aber die Entodermlamelle (*entl*).
Vergrösserung: 310.

Figur 8. Querschnitt eines älteren weiblichen Gonophors. In der Glockenwand (*Glw*) erkennt man zwei Lumina von Radiärkanälen (*rad*). Die Anwesenheit von Kanälen in der Spadixschicht (*sp*) lässt sich bei dieser schwachen Vergrösserung nicht feststellen.
Vergrösserung: 235.

Figur 9. Längsschnitt eines weiblichen Gonophors. Man erkennt die verschiednen Schichten der Glockenwand, welche der Spadixschicht dicht aufliegen. Die Kanäle des Spadix (*spg*) lassen sich als feine Längslinien in der Dicke desselben, aber näher seiner Aussenfläche erkennen, einer derselben zeigt sich etwas klaffend (*spg*).
Vergrösserung: 310.

Figur 10. Längsschnitt zweier männlicher Gonophoren. *Gph* 1 enthält noch das Entoderm, erfüllt mit Keimzellen (*kz*), zwischen denen sich Epithelzellen nicht herauserkennen liessen. An seiner Spitze ist ein Glockenkern (*Glk*) in Bildung begriffen. Das grössere Gonophor (*Gph* 2) ist bereits vollständiges Medusoid, aber die dreischichtige Glockenwand liegt dem Manubrium dicht an. Letzteres enthält in seinem Ektoderm die Spermatoblasten, welche den bereits voluminösen Hoden (*Ho*) zusammensetzen; *sp* Spadix.
Vergrösserung: 235.

Figur 11. Stück eines Querschnittes von einem etwa ebenso alten männlichen Gonophor. In der Glockenwand (*Glw*) zwei Radiärkanäle (*rad*) sichtbar. *sp* Spadix, *Ho* Hoden.
Vergrösserung: 235.



Gustav Fischer

Gustav Fischer

Hydractinia echinata.

Tafel XXIII.

Hydractinia echinata.

Figur 1. Junges weibliches Blastostyl im Medianschnitt (das oberste Stück, soweit keine Kerne eingezeichnet sind, fehlte auf dem Schnitt und ist schematisch ergänzt). *K* Oberster Theil des Köpfchens mit den Rudimenten der Tentakel (*Tent*); *CambZ* Cambiumzone, noch kurz, *KZ* Keimzone, *GastrZ* Gastralzone. Das Ektoderm ist in der Keimzone geschichtet, in der Cambiumzone einfach, in Ersterer liegen jederseits zwei Eizellen (*eiz*), weiter unten aber mehrere noch undifferenzirte Keimzellen (*kz*), welche sich an einigen Stellen, so rechts zwischen den beiden Eizellen bereits vermehrt haben. Im Ektoderm der Keimzone mehrfach Zellen, die den Keimzellen des Entoderms ähnlich sind (*ukz*, Urkeimzellen).

Vergrösserung: 280.

Figur 2. Ganz junges männliches Blastostyl, Medianschnitt, der nur oben an der Mundöffnung seitlich vorbei gegangen ist. Die verschiednen Zonen sind noch wenig deutlich voneinander geschieden, doch zeigt die längliche Form und stärkere Tinction der Kerne die Cambiumzone (*CmbZ*) an, und in der Keimzone (*Kz*) liegen beiderseits Keimzell-Gruppen in der Tiefe des Entoderms (*kz*); im Ektoderm, ausser auf der Stützlamelle ähnliche Zellen (*ukz*).

Vergrösserung: 280.

Figur 3. Aelteres männliches Blastostyl, welches bereits zahlreiche Gonophoren trug; Längsschnitt der Keimzone (*Kz*) und des untern Theils der Cambium-Zone (*CambZ*); nach oben hin wird der Schnitt mehr Schrägschnitt, daher die mehr kreisförmige Gestalt der Kerne der Cambiumzone. In der Keimzone sitzt der Stützlamelle eine mehrfache Schicht von Keimzellen (*kz*) auf, die sich in einfacher Lage noch ein Stück weit unter der Cambiumzone hinzieht (*kz'*); die Geisseln der Entodermzellen sind schematisch eingezeichnet. *L* künstliche Lücke im Ektoderm, das theilweise von der Stützlamelle (*st*) abgehoben ist.

Vergrösserung: 390.

Figur 4. Aelteres weibliches Blastostyl, welches Gonophoren trug, Längsschnitt der Uebergangsstelle von der Keimzone zur Cambiumzone unmittelbar oberhalb des obersten Gonophors. Man sieht vier Eizellen (*eiz*), welche nach oben immer kleiner werden, die oberste (*eiz'*) ist grade erst differenzirt, über ihr liegen zwei ganz junge Keimzellen, kenntlich an dem blassen runden Kern; zwei ebensolche (*kz'*) liegen unmittelbar unter der zweiten Eizelle. Das Entoderm hat sich etwas von der Stützlamelle abgehoben, das Ektoderm ist an einer Stelle zerrissen.

Vergrösserung: 390.

Figur 5. Junge männliche Gonophor-Knospe nebst der angrenzenden Parthie der Blastostylwand, deren Cambiumzone (*CambZ*) ganz schräg vom Schnitt getroffen ist. Das Entoderm der Keimzone (*Kz*) ist erfüllt von Massen von Keimzellen (*kz*), ebenso auch das Entoderm des Gonophors (*Gph*). Der Glockenkern (*Glk*) zeigt bereits eine feine Querspalte, die Einwanderung der Keimzellen in ihn hat noch nicht begonnen.

Vergrösserung: 280.

Figur 6. Etwas älteres männliches Gonophor im Längsschnitt nebst einem Stück der Wand des Blastostyls (*Blst*). Die Einwanderung der Keimzellen (*kz*) in den Glockenkern hat begonnen, bei *kz'* scheint eine Strecke weit die Stützlamelle von ihnen durchbrochen zu sein. Das Entoderm des Gonophors sowohl als der Blastostylwand (*Blst*) ist erfüllt von Keimzellen; *LH* Leibeshöhle.

Vergrösserung: 280.

Figur 7. Querschnitt durch die Cambiumzone eines jungen weiblichen Blastostyls, welches noch kein Gonophor trug. Keimzellen fehlen gänzlich.

Vergrösserung: 390.

Figur 8. Querschnitt durch die Uebergangsstelle zwischen Cambiumzone und Keimzone desselben Blastostyls. Die Zellen des Ektoderms sind in starker Vermehrung begriffen. Vielfach sitzen der Stützmembran Zellen auf (*ukz*), welche den noch undifferenzirten Keimzellen (*kz*) innerhalb der Stützlamelle sehr ähnlich sind.

Vergrösserung: 390.

Figur 9. Querschnitt desselben Blastostyls durch die Keimzone. Mehrere bereits differenzirte Eizellen (*eiz*) sitzen auf der Stützlamelle, einige ganz junge (*eiz'*) sind in der Differenzirung begriffen, andere Keimzellen (*kz*) sind noch undifferenzirt. Auch hier liegen im Ektoderm mehrere Zellen (*ukz*), welche mit den Keimzellen des Entoderms grosse Aehnlichkeit haben.

Vergrösserung: 390.

Figur 10. Querschnitt durch den untersten Theil der Cambiumzone eines älteren männlichen Blastostyls. Auf der Stützmembran im Entoderm liegen einige Keimzellen (*kz*).

Vergrösserung: 390.

Figur 11. Querschnitt desselben Blastostyls mitten durch die Keimzone. Eine Gonophoren-Knospe (*Gph*) ist schräg und nahe ihrem Ursprung vom Schnitt getroffen worden. Das Entoderm des Blastostyls (*Blst*) ist besonders im untern Theil der Zeichnung von Massen von Keimzellen (*kz*) erfüllt; *kz'* scheint in Theilung begriffen. Die dunkler tingirten, länglichen Kerne des Epithels heben sich ziemlich deutlich von den blasseren, kreisrunden Kernen der Keimzellen ab. Auch das Entoderm des Gonophors ist mit Keimzellen erfüllt. Ektoderm an vielen Stellen geschichtet.

Vergrösserung: 390.

Figur 12. Stück eines Querschnitts durch die Keimzone eines männlichen Blastostyls. Es ist die Ursprungsstelle einer Gonophor-Knospe gewählt, von welcher auch noch ein Stück der Wand (*Gph*) mitgezeichnet wurde. Die Geisseln der Entodermzellen sind zur leichteren Orientirung schematisch eingetragen worden, auf dem Schnitt sind sie nicht sichtbar. Unter den Epithelzellen des Entoderms liegt eine kontinuirliche Schicht in Vermehrung begriffener Keimzellen (*kz*).

Vergrösserung: 560.

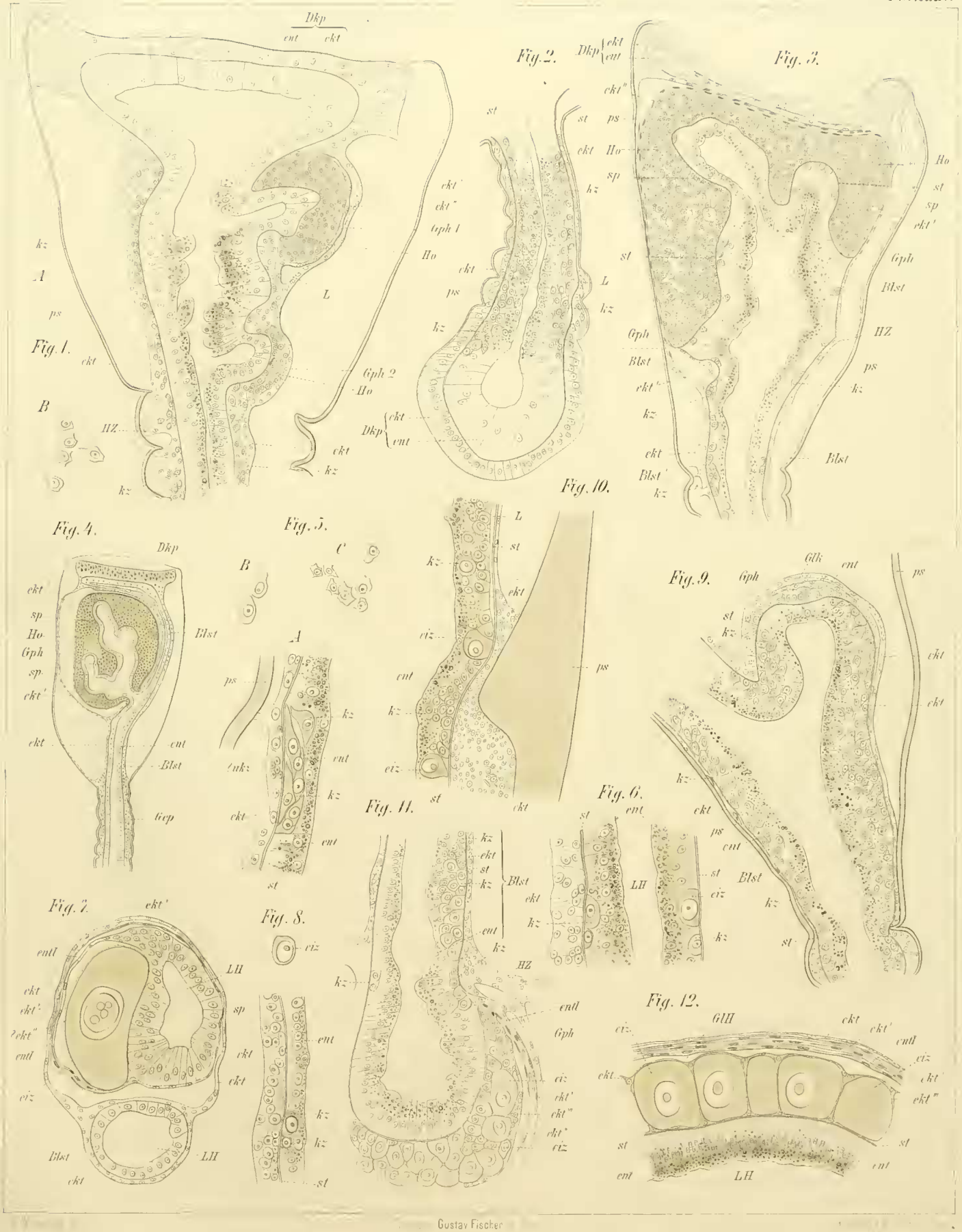


Fig. 1–7. Campanularia ♂ ♀, Fig. 2–6. Opercularella ♂ ♀, Fig. 8–9. Gonothyraea ♂ ♀, Fig. 10. Halecium ♀, Fig. 11–12. Plumularia ♀.

Tafel XXIV.

Fig. 1 u. 7 **Campanularia flexuosa**, Fig. 2—6 **Opercularella lacerata**, Fig. 8 u. 9 **Gonothyraea Lovenii**, Fig. 10 **Halecium halecinum**, Fig. 11 u. 12 **Plumularia halecioides.**

Figur 1. Campanularia flexuosa.

A. Längsschnitt eines jungen männlichen Gonangiums mit zwei jungen Gonophoren. Die Deckenplatte (*Dkp*) ist frei von Keimzellen, im Uebrigen aber ist das Ektoderm des Blastostyls von kriechenden. Keimzellen erfüllt (*kz*), die sich in den Gonophoren zu Hoden (*Ho*) angesammelt haben. Das jüngere Gonophor (*Gph* 2) ist noch von einfacher Epithellage bedeckt, das ältere (*Gph* 1) zeigt bereits eine Spaltung des Ektoderms in die „gemeinsame Gonophoren-Hülle" (*ekt'*) und in die specielle Ektodermhülle.

Vergrösserung: 280.

B. Keimzellen aus dem Ektoderm der Gonocope (Gonangienstiels).

Vergrösserung: 560.

Figur 2. Opercularella lacerata, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonangiums vor der Bildung der Deckenplatte und Gonophoren. Zahlreiche Keimzellen (*kz*) in der Tiefe des Entoderms auf der Stützlamelle, keine in dem kolbigen Ende (*Dkp*), aus welchem etwas später die Deckenplatte hervorgeht. *L* künstliche Lücke, durch Abhebung des Entoderms von der Stützlamelle entstanden.

Vergrösserung: 280.

Figur 3. Opercularella lacerata, Längsschnitt eines jungen männlichen Gonangiums mit Gonophor. Der Schnitt ist so geführt, dass das ganze Gonophor mit seinem zweitheiligen Spadix (*sp*) in die Schnittebene fiel, ebenso der proximale Theil des Blastostyls (*Blst'* bis *Blst*) und die schon sehr zusammengedrückte Deckenplatte (*Dkp*), dagegen nicht das Stück des Blastostyls, welches den proximalen Theil mit der Deckenplatte verbindet; die punktirte Linie zwischen *Gph* und *Blst* gibt beiderseits die Grenze zwischen Blastostyl und Gonophor an. Der Hoden (*Ho*) besteht aus locker geschichteten Keimzellen und einer dünnen ektodermalen Hülle (*ekt''*), über welche sich noch eine zweite Ektodermhülle (*ekt'*) hinzieht, der „gemeinsamen Gonophoren-Hülle" andrer Arten entsprechend, besonders an ihrem Ursprung vom Blastostyl deutlich. Die Stützlamelle (*st*) liegt zwischen Hoden und Entoderm, sie konnte bei dieser Vergrösserung nur durch einen Contur angegeben werden. Im Entoderm des Blastostyls und des Spadix liegen zerstreut einzelne Keimzellen (*kz*), alle auf oder in der Nähe der Stützlamelle.

Vergrösserung: 280.

Figur 4. Opercularella lacerata, ein etwas älteres männliches Gonangium im optischen Schnitt. Man sieht den ganzen Verlauf des Blastostyls von der Gonocope (*Gcp*) an bis zur Deckenplatte (*Dkp*), sowie auch die Ursprungsstelle des Gonophors (*Gph*); *sp* der gegabelte Spadix.

Vergrösserung: 95.

Figur 5. Opercularella lacerata.

A. Längsschnitt eines männlichen Zweiges dicht unterhalb eines Gonangiums; *pz* ein Stückchen des Perisarc, an dem sich ein Haftzipfel des Ektoderms befestigt. Im Entoderm liegen unter den Epithelzellen, welche mit körniger Nahrungsmasse gefüllt sind, mehrere männliche Keimzellen (*kz*).

B. Einzelne männliche Keimzellen aus dem Entoderm desselben Zweiges in Flächenansicht.

C. Einzelne männliche Keimzellen aus dem Spermarium eines jungen Gonophors.

Vergrösserung: 560.

Figur 6. Opercularella lacerata, Medianschnitt eines weiblichen Zweiges dicht unterhalb eines Gonangiums Im Entoderm rechts liegt eine ganz junge Eizelle (*eiz*), auf der Stützlamelle neben ihr eine noch undifferenzirte Keimzelle (*kz*) und links zwei Keimzellen, deren Differenzirung zu Eizellen bereits begonnen hat.

Vergrösserung: 390.

Figur 7. Campanularia flexuosa, Querschnitt durch ein weibliches Gonangium und Gonophor. Die Eizelle (*eiz*) wird nicht blos von zwei Ektodermhüllen umgeben (*ekt* u. *ekt'*), sondern auch von einer Entodermlamelle (*entl*), deren Ursprung vom Spadix (*sp*) man oben deutlich erkennt; *?ekt''* feines, anscheinend strukturloses Häutchen, welches das Ei direkt umgibt — vielleicht das Homologon des Manubrium-Ektoderms.

Vergrösserung: 390.

Figur 8. Gonothyraea Lovenii, die eine Hälfte aus einem Längsschnitt eines Endzweigs von einem jungen, noch keine Gonangien tragenden weiblichen Stöckchen. Das Entoderm hat sich theilweise von der Stützlamelle abgehoben und enthält an einer Stelle unter dem Epithel zwei junge Keimzellen (*kz*), von denen die grössere schon in der Differenzirung zur Eizelle begriffen ist. Im Ektoderm zahlreiche grössere Kerne neben kleineren, *eiz* die jüngste bereits differenzirte Eizelle des Zweigs in Flächenansicht.

Vergrösserung: 390.

Figur 9. Gonothyraea Lovenii, Längsschnitt eines jungen Gonangiums mit seinem ersten Gonophor (die Deckenplatte ist fortgelassen). Im Gonophor erkennt man bereits die Anlage des Glockenkerns (*Glk*), stellenweise die Trennung des Ektoderms in zwei Schichten (*ekt* u. *ekt'*). Im Entoderm des Blastostyls und des Gonophors zahlreiche männliche Keimzellen (*kz*).

Vergrösserung: 390.

Figur 10. Halecium halecinum, Längsschnitt eines weiblichen Zweiges; im Entoderm liegen unter und zwischen den Epithelzellen zahlreiche, oft gehäufte Keimzellen, von denen zwei sich bereits zu Eizellen (*eiz*) differenzirt haben.

Vergrösserung: 390.

Figur 11. Plumularia halecioides, Medianschnitt eines jungen Gonophors nebst dem proximalen Theil des Blastostyls.

Vergrösserung: 280.

Figur 12. Plumularia halecioides, Stück aus einem Medianschnitt eines älteren weiblichen Gonophors. Die Eizellen (*eiz*) liegen in einfacher Schicht, ausserhalb der Stützlamelle (*st*) und eingehüllt in eine dünne Lage von Ektodermzellen, die sie allseitig umgibt. *GH* der freie Raum zwischen der Eizellenschicht und den Hüllen, der Glockenhöhle einer Meduse homolog. Die Hüllen bestehen von aussen nach innen aus: 1) einer Ektodermlage (*ekt*), der gemeinsamen Gonophoren-Hülle; 2) dem Ektoderm der Glocke (*ekt'*); 3) der Entodermlamelle (*entl*) und 4) der Subumbrellarschicht (*ekt''*).

Vergrösserung: 280.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.